VISIT…

LANZAROTE

Caliente.COM

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. М. АЛЕКСЕЕВ, И. М. ВАСИЛЬЕВА
и А. В. СТАРЦЕВА

ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

КАЗАНСКИЙ ФИЛИАЛ

А. М. АЛЕКСЕЕВ, И. М. ВАСИЛЬЕВА
и А. В. СТАРЦЕВА

ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва · 1959

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

Н. А. ГУСЕВ

ВВЕДЕНИЕ

ЗАДАЧИ ЧАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Основной задачей физиологии растений является изучение жизненных явлений и процессов, из которых складывается жизнь растения. При этом физиология растений ставит себе задачу причинного объяснения указанных явлений и процессов, установление общих закономерностей, определяющих ход физиологических процессов у растений. Для решения этой задачи физиология растений использует экспериментальный метод, причем для постановки опытов выбираются растения, по той или иной причине наиболее подходящие для эксперимента. Так, часто опыты ставились с одноклеточными или нитчатыми водорослями: элодеей, традесканцией и т. д.

Для решения общих задач такой подход был вполне правомерен. Однако это привело к тому, что физиологи растений, будучи заняты преимущественно установлением общих законов растительной жизни, привыкли изучать растения вообще, а не отдельные конкретные их виды.

Между тем, как справедливо отмечал Н. А. Максимов, «в своей сельскохозяйственной практике человеку далеко не приходится иметь дело только «с растением вообще». Земледелец возделывает не это отвлеченное растение классической физиологии, а вполне определенные растения — пшеницу, рожь, гречиху, горох, хлопок, рис и другие, и ему нужно знать, каковы физиологические особенности каждой из этих культур, где ему культивировать какие растения и почему, какие приемы культуры наиболее удовлетворяют потребностям нужного ему растения. Более того, ему важно знать даже мельчайшие физиологические различия между отдельными сортами культурных растений, так как эти мельчайшие отличия определяют собою такие практически важные признаки, как зимостойкость, засухоустойчивость, скороспелость, урожайность и ряд других» (Максимов, 1929, стр. 135).

Таким образом, наряду с разработкой общей физиологии растений необходима разработка частной физиологии отдельных культур, даже сортов. При этом рост и развитие растений должны изучаться в конкретных условиях свойственной им среды обитания, с целью установления того, как факторы среды влияют на растения и как растения отвечают на эти воздействия. Таким образом, частная физиология должна неизбежно иметь экологический уклон.

В течение нескольких лет мы занимались вопросами физиологии клевера красного (*Trifolium pratense L.*), особенно его обменом веществ. Нам кажется, что полученный нами материал представляет известный интерес, тем более что систематические исследования по физиологии и биохимии клевера красного, по-видимому, отсутствуют. Этим обстоятельством объясняется то, что, вопреки установившейся традиции, мы не даем в начале нашей работы обзора литературы по данному вопросу, а отдельные статьи, имеющие отношение к нашей теме, цитируем в соответствующих главах. Нашу работу мы рассматриваем как материал к частной физиологии клевера красного.

В главе I «Углеводный обмен листьев и цветочных головок клевера красного» мы широко использовали данные работ сотрудниц нашего института Л. Т. Фаттаховой и Л. А. Шишкиной. За любезное предоставление этих данных приносим им нашу благодарность.

ГЛАВА I

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН ЛИСТЬЕВ И ЦВЕТОЧНЫХ ГОЛОВОК КЛЕВЕРА КРАСНОГО

1. ФОТОСИНТЕЗ И УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН ЛИСТЬЕВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ. ВЛИЯНИЕ ПОКРОВНОЙ КУЛЬТУРЫ

Клевер красный является растением мезофитного типа, он очень требователен к величине запаса воды в почве (Вильямс, 1946). Для хорошего произрастания клевера необходимо не менее 450 *мм* годовых осадков (Лисицын и др., 1934). Оптимальная влажность почвы для клевера —70—80% полной ее влагоемкости. Высокая потребность клевера в воде объясняется большой облиственностью растений и связанным с этим сильным испарением воды. Величина транспирационного коэффициента позднеспелого клевера, по данным разных авторов, равняется 500—600.

Клевер красный — культура, требовательная и к условиям освещения (Гайтанников, 1952; Клешнин, 1953). Для прохождения клевером световой стадии развития требуется освещенность не менее 16,8 тыс. *лк* при длинном дне (Клешнин, 1953). Исследования, проведенные Л. Т. Фаттаховой (1955), показали, что когда освещенность листьев становится ниже 10 тыс. *лк*, интенсивность фотосинтеза у клевера резко снижается (в 6—7 раз) или фотосинтез прекращается вовсе. Таким образом, освещенность в 10 тыс. *лк* нужно считать нижним порогом освещенности для фотосинтеза у клевера.

Влияние покровной культуры на интенсивность фотосинтеза у клевера первого года жизни сказывалось в значительной мере через изменение условий освещенности.

Некоторые данные по освещенности растений клевера под пологом покровных культур приведены в табл. 1.

Таблица 1

Освещенность растений клевера под пологом покровных культур

(в тыс. *лк*)

По Л. Т Фаттаховой (1955)

Год	Дата	Покровная культура	Освещенность					
			часы дня				хронологическая средняя за день	то же (в % к контролю)
			-6	9-10	13 14	17-18		
1953	30.VI	Озимая рожь	2,5	23,1	20,7	2,5	15,4	27,9
		Озимая пшеница	3,1	34,1	36,1	3,0	24,4	44,3
		Овес	7,3	38,4	40,5	6,9	28,5	51,7
		Беспокровный посев	42,4	58,6	57,2	57,1	55,2	100,0
1954	28.VI	Озимая рожь	2,1	27,9	28,2	1 9	19,4	34,3
		Яровая пшеница	10,8	40,7	46,4	12,1	34,5	60,9
		Овес	6,0	46,1	37,4	5,9	30,0	53,0
		Беспокровный посев	39,4	63,1	68,9	36,3	56,6	100,0

Табл. 1 показывает, что наибольшее затенение подсеянного клевера вызывает озимая рожь, а затем озимая пшеница; яровые затеняют клевер слабее.

Ослабление освещенности листьев клевера, вызванное покровными культурами, сильно снижает их интенсивность фотосинтеза (табл. 2).

После снятия покрова, как видно из табл. 2, интенсивность фотосинтеза листьев клевера возрастала почти до уровня интенсивности фотосинтеза беспокровных растений.

Коэффициенты корреляции между показателями интенсивности фотосинтеза и освещенности листьев подпокровного клевера в отдельные дни колебались от 0,91 до 0,72. Эта зависимость увеличивалась с возрастанием степени затененности. Под покровом озимой ржи, создававшей наиболее сильное затенение, указанный коэффициент корреляции равнялся 0,94, под покровом яровой пшеницы, слабее затеняющей клевер, он составлял 0,65. У клевера беспокровного посева зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности не наблюдалось. Покровные растения, затеняя подсеянный под них клевер, не только снижают интенсивность его фотосинтеза, но и сокращают продолжительность «рабочего дня», т. е. продолжительность периода достаточной освещенности (в 10 тыс. *лк* и выше) растений, допускающей возможность фотосинтеза. Сокращение

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза листьев клевера (определялась методом Сакса, с поправкой на дыхание и отток)*

По Л. Т. Фаттаховой (1955)

Дата взятия проб	Вариант опыта	Интенсивность фотосинтеза (в мг/дм² за час)
10.VI	Клевер:	
	под озимой рожью	2,73
	яровой пшеницей	4,35
	» овсом	4,00
	Беспокровный посев .	14,11
30.VI	Клевер:	
	под озимой рожью .	0,20
	» яровой пшеницей	6,03
	» овсом	7,44
	Беспокровный посев .	9,22
7.VII	Клевер:	
	под озимой рожью	4,14
	» яровой пшеницей	7,03
	» овсом	9,04
	Беспокровный посев .	14,38
31.VII	Клевер:	
	из-под озимой ржи	12,52
	» яровой пшеницы	8.40
	» овса	5,13
	Беспокровный посев	13,03
11.VIII	Клевер:	
	из-под озимой ржи	6,07
	» яровой пшеницы	6,54
	» овса	5,52
	Беспокровный посев	7,72
29.VIII	Клевер:	
	из-под озимой ржи	9,10
	» яровой пшеницы	9,63
	» овса	9,11
	Беспокровный посев	4,75

*Покровные культуры были убраны 30.VII—1.VIII.

«рабочего дня» под пологом покровной культуры иногда достигало 7—9 часов из-за сильного затенения клевера в утренние и вечерние часы.

Однако влияние освещенности на интенсивность фотосинтеза листьев клевера может перекрываться влиянием других факторов. В жаркую и сухую погоду с недостаточной влажностью почвы решающее значение для интенсивности фотосинтеза имела влажность листьев клевера.

Из опытов, проведенных Л. Т. Фаттаховой, можно заключить, что колебания влажности листьев в пределах 84,4—72,0% особого влияния на фотосинтез клевера не оказывают; при колебании влажности листьев в пределах 84—66% она становится уже фактором, в значительной степени влияющим на фотосинтез клевера; при содержании влаги в листьях клевера, равном 72,0—65%, фотосинтез прекращается; в этом случае влияние влажности листьев на фотосинтез перекрывает влияние любого другого фактора.

Наименьшее содержание воды было найдено Л. Т. Фаттаховой в листьях клевера под пологом ржи; под пологом яровых оно было выше; самым высоким содержание воды было у клевера беспокровного посева. Содержание воды в листьях и его динамика в течение дня определялись условиями почвенной влажности, освещенности и относительной влажности воздуха под пологом покровных растений. Коэффициенты корреляции между интенсивностью фотосинтеза и содержанием воды в листьях могли достигать величины 0,97. Улучшение условий водоснабжения растений и связанное с ним увеличение содержания воды в листьях приводит к уменьшению зависимости между содержанием воды и интенсивностью фотосинтеза в листьях клевера. Коэффициент корреляции ($r = +0{,}96$), высчитанный из хронологических средних величин интенсивности фотосинтеза и влажности почвы, свидетельствует о том, что в период подпокровного развития клевера имелась достаточно тесная положительная сопряженность между фотосинтезом и влажностью почвы.

Таким образом, интенсивность фотосинтеза растений клевера в период подпокровного развития определялась условиями освещенности и содержанием воды в листьях. В жаркую и сухую погоду, когда влажность почвы недостаточна, решающее значение для интенсивности фотосинтеза имела влажность листьев клевера. В крайних случаях влажность листьев могла определять собою также и «рабочее время», сокращая его при больших полуденных дефицитах влажности листьев.

Достоверным показателем суммарной эффективности фотосинтеза является величиной «чистой ассимиляции», под которой понимается отношение прироста сухой массы растения к еди-

нице средней за данный промежуток времени площади листьев и единице времени (Ничипорович и Бегишев, 1953):

$$A = \frac{V_2 - V_1}{\frac{1}{2}(P_1 + P_2)t}$$ [по А. А. Ничипоровичу (1952) и А. Н. Бегишеву (1953)], где A — показатель продуктивности работы листьев;

$V_2 - V_1$ — прирост сухой массы за время t;

$\frac{1}{2}(P_1 + P_2)$ — средняя рабочая площадь в течение данного промежутка времени в t дней.

Данные по чистой ассимиляции у клевера под различными покровными культурами приведены в табл. 3.

Табл. 3 показывает, что хронологические средние чистой ассимиляции за период подпокровного развития у клевера были в 3—4 раза ниже таковой у клевера беспокровного посева. Наименьшей хронологическая средняя чистой ассимиляции была у клевера под пологом озимой ржи. В период послепокровного развития величина чистой ассимиляции у клевера бывших подпокровных вариантов повысилась в 2—3 раза, но все же была значительно ниже величины чистой ассимиляции у клевера беспокровного посева (реакция последействия), несмотря на то, что интенсивность фотосинтеза у клевера бывших подпокровных вариантов в этот период была часто выше таковой у клевера беспокровного посева.

Коэффициенты корреляции, высчитанные из средних хронологических интенсивности фотосинтеза и чистой ассимиляции, указывают на наличие тесной прямой взаимозависимости названных показателей в период подпокровного развития клевера (коэффициент корреляции равнялся 0,92). В период послепокровного развития такой связи уже не наблюдалось.

Суточная продукция сухого вещества в период подпокровного развития клевера находилась в тесной прямой корреляции как с интенсивностью фотосинтеза ($r = 0{,}89$), так и с величиной чистой ассимиляции ($r = 0{,}99$). После выхода растений клевера из-под покрова наличия сопряженности указанных величин установить уже не удалось. Вместе с тем было установлено, что суточная продукция сухого вещества сохранила и в период послепокровного развития клевера столь же тесную положительную сопряженность с размерами рабочей листовой поверхности, как и в период подпокровного развития (коэффициент корреляции, высчитанный из хронологических средних, в обоих случаях был равен 0,99).

У клевера беспокровного посева уже с самого начала роста суточная продукция сухого вещества в большей мере опреде-

лялась размерами рабочей листовой поверхности, нежели интенсивностью фотосинтеза.

Л. Т. Фаттахова нашла, что в листьях клевера, находящегося под покровом ржи, больше накопляется растворимых угле-

Таблица 3

Хронологические средние суточных продукций сухого вещества, рабочей листовой поверхности, чистой ассимиляции, влажности почвы и интенсивности фотосинтеза у клевера

(полевой опыт 1954 г.)

По Л. Т. Фаттаховой (1955)

Показатель	Период развития клевера	Подпокровный посев с покровными культурами			Беспокровный посев
		озимая рожь	яровая пшеница	овес	
Суточная продукция сухого вещества (в *мг*)	Подпокровный	3,1	6,7	10,0	107,2
	Послепокровный	56,5	137,1	74,5	174,9
	Хронологическая средняя за весь период развития	25,5	61,3	37,0	133.1
Рабочая листовая поверхность (в *см*²)	Подпокровный	21,2	36,1	41,6	189,9
	Послепокровный	137,3	337,9	223,4	323,7
	Хронологическая средняя за весь период развития	69,9	162,7	117,9	246,0
Чистая ассимиляция (в *мг/дм*²)	Подпокровный	17,3	23,6	3,6	71,0
	Послепокровный	49,7	51,9	66,8	97,1
	Хронологическая средняя за весь период развития	30,9	35,5	38,7	76,6
Влажность почвы (в %)	Подпокровный	11,0	11,0	10,5	12,9
	Послепокровный	15,6	15,3	17,7	—
	Хронологическая средняя за весь период развития	13,1	13,0	13,5	—
Интенсивность фотосинтеза (в *мг/дм*² за час)	Подпокровный	2,1	6,1	5,4	10,7
	Послепокровный .	8,7	9,0	7,7	7,7
	Хронологическая средняя за весь период развития	5,5	7,6	6,6	9,2

водов и меньше азотсодержащих органических веществ, чем в листьях растений беспокровного посева. Последействие покровной культуры сказалось в том, что и после ее снятия листья клевера подпокровных вариантов в полуденные часы (как правило) и в утренние часы (не всегда) имели повышенное содержание растворимых сахаров и пониженное — белковых

веществ по сравнению с листьями растений беспокровного посева.

Некоторые данные по влиянию покровных культур на углеводный обмен в листьях клевера имеются в работе Л. А. Шишкиной (1956). Опыт был поставлен в 1951 г. с клевером первого года жизни на темно-серой лесостепной слабо оподзоленной почве суглинистого механического состава в колхозе «Борьба» Лаишевского района Татарской АССР.

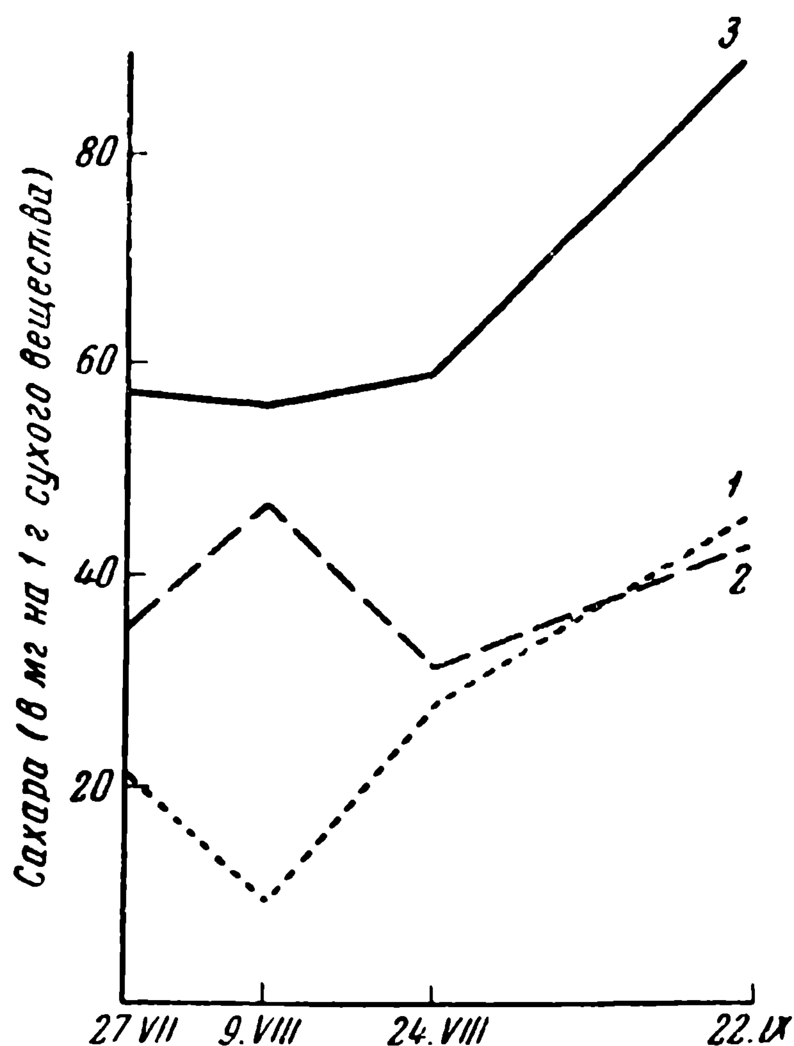


Рис. 1. Динамика сахаров в листьях клевера красного первого года жизни (беспокровный посев) По Л. А. Шишкиной (1956):

1 — нередуцирующие сахара; 2 — редуцирующие сахара; 3 — сумма сахаров.

Метеорологические условия указанного года не могут считаться типичными для Среднего Поволжья (см. табл. I, II, III в приложении) Летне-осенний период характеризовался периодической засухой (уменьшение суммы осадков по сравнению с многолетней средней за промежуток июнь — сентябрь составлял 74,9 мм) и повышенной температурой воздуха (за период июнь — сентябрь она превышала среднюю многолетнюю примерно на 2°).

В беспокровном посеве в листьях клевера первого года жизни, как видно из приведенных в работе Л. А. Шишкиной (1956) цифровых данных, происходило накопление растворимых сахаров почти на всем протяжении вегетационного периода (рис. 1).

Уменьшение в листьях общего количества растворимых сахаров и, особенно, нередуцирующих сахаров, отмеченное 9 августа, могло быть следствием засухи, вызвавшей некоторое угнетение процесса фотосинтеза. Содержание воды в листьях составляло 75,4%. Влияние засухи сказалось, кроме того, в увеличении содержания редуцирующих сахаров в листьях,— возможно, вследствие усиления процессов гидролиза полисахаридов.

Накопление растворимых сахаров в листьях клевера, наблюдавшееся с 9 по 24 августа при продолжающейся почвенной засухе, нельзя объяснить замедлением использования сахаров

в процессах роста: по сравнению с предыдущим учетным периодом скорость прироста единицы листовой массы возросла более чем в 2 раза: с 0,03 *мг/сутки* до 0,07 *мг/сутки*. Трудно предположить и усиление интенсивности фотосинтеза в условиях засухи. Скорее всего отмеченное выше накопление растворимых сахаров было вызвано гидролизом сложных углеводов. Действительно, как видно из рис. 1, в данной пробе листьев отмечается накопление нередуцирующих сахаров.

Высокое содержание сахаров — как редуцирующих, так и нередуцирующих — в листьях клевера первого года жизни в конце вегетационного периода связано с резким замедлением ростовых процессов. Прирост единицы сухого вещества листовой массы уменьшился в это время в 7 раз по сравнению с таковым в предыдущий учетный период. Интенсивность фотосинтеза в листьях в этот период не могла быть высокой из-за сильного снижения в сентябре температуры воздуха (на 5°).

В. Ф. Корякина (1953) в условиях жаркого и сухого вегетационного периода (в 1947 г.) отмечает накопление сахаров и крахмала в листьях клевера первого года жизни. Указанное явление она объясняет замедленным использованием углеводов в процессе синтеза белка вследствие задержки ростовых процессов из-за недостаточного водоснабжения. При лучшем увлажнении и освещении растений (более разреженный травостой) накопления углеводов в листьях клевера, по ее данным, не наблюдалось.

Покровные культуры (озимая рожь, овес) оказывают влияние на углеводный обмен клеверных растений (табл. 4). В период засухи с 9 по 24 августа в листьях подпокровного клевера скорость накопления растворимых сахаров увеличивалась по сравнению с таковой у беспокровного клевера. Это объясняется подавлением ростовых процессов у клевера, растущего под покровными культурами. Скорость прироста сухого вещества надземной массы клевера под покровом в период засухи уменьшилась в среднем в 4 раза. Кроме того, в это время возможно и усиление процессов гидролиза углеводов.

Покров оказал последействие на углеводный обмен листьев клевера: скорость накопления сахаров в листьях растений, находившихся ранее под покровом, оказалась резко сниженной. Так, скорость накопления сахаров в листьях беспокровного клевера за период с 24 августа по 22 сентября составляла 1,01 *мг* за сутки, а у растений, находившихся ранее под покровом, 0,40—0,15 *мг/сутки*.

Низкие скорости накопления сухого вещества растениями покровных посевов за указанный промежуток времени по сравнению с этими скоростями у клевера беспокровного посева позволяют утверждать, что слабое накопление сахаров в листь-

Таблица 4

Скорости накопления сухого вещества надземной массы клевера (в *мг* на 10 растений за сутки) и растворимых углеводов (в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки) под различным покровом и после его снятия

По данным Л. А. Шишкиной (1956)

Вариант опыта	Период	Скорость накопления	
		сухого вещества	растворимых углеводов
Беспокровный посев клевера	27.VII—9.VIII	68,46	—0,32
	9.VIII—24.VIII	246,00	0,17
	24.VIII—22.IX	63,62	1,01
Клевер:			
под овсом	27 VII—9.VIII	92,31	0,26
» »	9.VIII—24.VIII	60,66	0.19
из-под овса	24.VIII—22.IX	16,00	0,40
Клевер:			
под озимой рожью	27 VII—9.VIII	104,61	—0,38
из-под озимой ржи	9.VIII—24.VIII	72,00	0,47
» »	24.VIII—22.IX	20,07	0,15

их клевера, находившегося ранее под покровом, не является следствием усиленной их траты на ростовые процессы.

Очевидно, медленное накопление растворимых сахаров в листьях клевера в этом случае связано с угнетающим последействием покрова на процесс фотосинтеза.

Интересные данные по динамике углеводного обмена в органах клевера красного первого и второго лет жизни имеются в работах В. Ф. Корякиной (1953). Опыты ставились в течение трех лет (в 1947, 1948, 1949 гг.) в стационаре Ботанического института Академии наук СССР (Карельский перешеек). Определение углеводов проводилось по схеме Кизеля при помощи полумикрометода Ильина.

По данным В. Ф. Корякиной, общее содержание углеводов в листьях клевера красного колеблется в зависимости от фазы развития и метеорологических условий года от 6,64 до 18,06% сухого вещества. Характеризуя фазовую динамику углеводов, этот автор отмечает, что содержание углеводов в листьях клевера первого года жизни по мере роста и развития растений повышается, а в листьях клевера второго года жизни — снижается. Характерной чертой фазовой динамики углеводов в листьях клевера второго года жизни В. Ф. Корякина считает

[illegible] их содержания в листьях при переходе от фазы стеб- [illegible] бутонизации и далее (табл. 5).

Таблица 5

Содержание углеводов в органах клевера красного второго года жизни в чистом посеве

(в % к сухому веществу)

По В. Ф. Корякиной (1953)

Орган	Фаза развития	Монозы	Сахароза	Фракция мальтозы	Сумма растворимых углеводов	Крахмал	Общее количество углеводов
Листья	Вегетативная	2,4	2,5	1,2	6,0	8,7	14,7
	Начало стеблевания	2,5	2,5	1,7	6,8	7,7	14,5
	Бутонизация	2,6	3,1	0,2	5,9	6,2	12,1
	Цветение	3,5	2,8	2,1	8,4	4,1	12,5
	Процент к общему количеству углеводов в фазе цветения	28,3	22,4	16,7	—	32,6	100
Черешки листьев	Цветение	7,8	4,5	5,1	17,4	2,5	20,0
	Процент к общему количеству углеводов	39,1	22,6	25,6	—	12,7	100,0
Стебли	Бутонизация	11,0	4,3	1,6	16,9	1,9	18,8
	Процент к общему количеству углеводов	58,3	22,9	8,4	—	10,2	100
Головки	Цветение	6,0	2,1	1,4	9,5	1,1	10,6
	Процент к общему количеству углеводов	56,6	19,8	13,2	89,6	10,4	100

Уменьшение количества углеводов в листьях клевера второго года жизни при переходе к цветению происходит за счет образования крахмала, содержание же растворимых углеводов увеличивается. Таким образом, в ходе вегетации на втором году жизни наблюдается постепенное ослабление синтетической деятельности листьев клевера.

Увеличение количества растворимых углеводов вследствие уменьшения содержания крахмала при переходе к цветению отмечает и Биддульф (Biddulph, 1935—1936) для листьев Cosmos.

Углеводный обмен клевера, по данным В. Ф. Корякиной, крайне чувствителен к изменениям условий жизни растений. Наиболее резко меняется с изменением условий среды содер-

жание в листьях крахмала и моноз, наиболее стабильно содержание сахарозы.

Как видно из табл. 5, составленной нами по данным В. Ф. Корякиной (1953), соотношение разных форм углеводов в органах клевера красного не одинаково. Абсолютное и про-

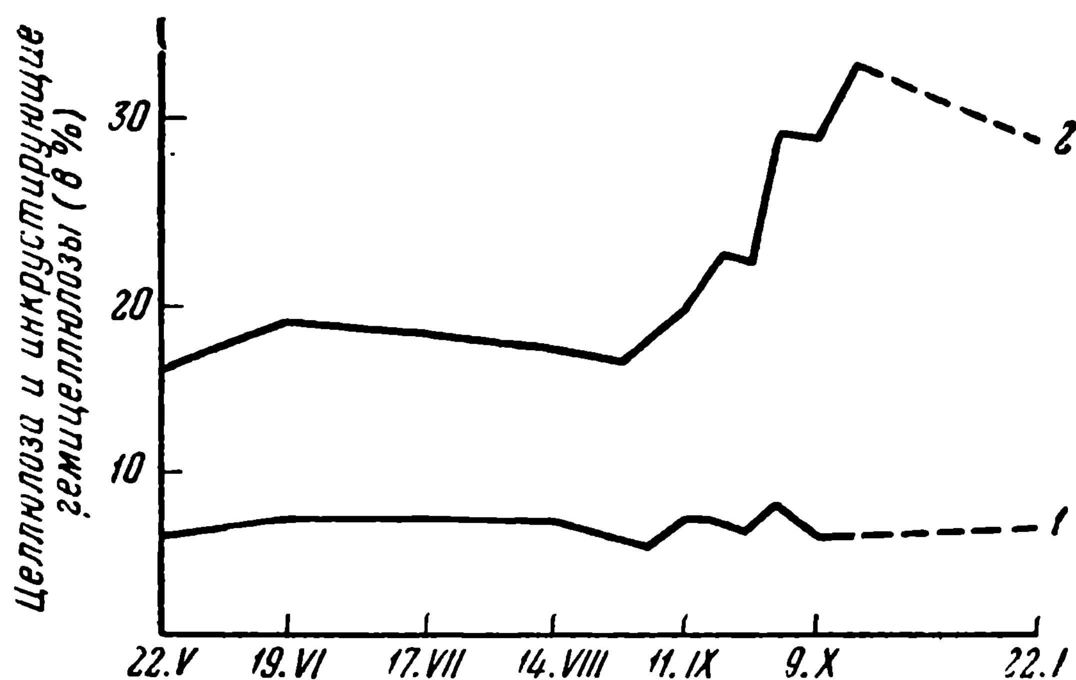


Рис. 2. Изменения содержания целлюлозы и инкрустирующих гемицеллюлоз в течение вегетационного периода совместно в листовой мякоти и жилках клевера. По Н. Е. Хардунку (1954):

1 — инкрустирующие *2* — целлюлоза.

центное (к общему количеству углеводов) содержание моноз в черешках листьев, стеблях и цветочных головках выше, чем в листьях, а содержание крахмала — значительно ниже. Содержание сахарозы и мальтозы в процентах на сухое вещество в стеблях и черешках листьев повышено по сравнению с листьями, а содержание сахаров в % к общему запасу углеводов в органе существенно не меняется.

Сравнительное изучение углеводного обмена злаковых трав (тимофеевка луговая, овсяница луговая, костер безостый) и бобовых (клевер красный, люцерна посевная) позволило В. Ф. Корякиной выявить некоторые черты видовой специфики углеводного обмена.

Группа бобовых характеризуется, по ее данным, бо́льшим содержанием в листьях крахмала, а группа злаков — бо́льшим содержанием растворимых углеводов, в первую очередь сахарозы. Преобладание крахмала над растворимыми сахарами в листьях клевера красного было установлено и нашими исследованиями (см. табл. 13 на стр. 29). Специфическая особенность углеводного обмена листьев клевера по сравнению с листьями другого представителя бобовых — люцерны — пониженное содержание мальтозы и сахарозы.

Результаты исследований Хардуика (Hardwic, 1954) по динамике сахаров и крахмала в листьях и жилках *Trifolium subterraneum* совпадают с данными В. Ф. Корякиной. Кроме того, Хардуик показал, что содержание целлюлозы в листьях клевера вплоть до сентября было очень низким и мало менялось во времени (рис. 2). Процент инкрустирующих гемицеллюлоз, по его данным, оставался примерно постоянным на протяжении всего периода вегетации.

Постоянство количества целлюлозы и инкрустирующих гемицеллюлоз в листьях в ранние фазы развития (до цветения включительно) указанный автор считает характерной особенностью динамики углеводов листьев клевера.

О незначительности колебаний содержания сырой клетчатки в листьях клевера свидетельствуют и данные Грундер (Grunder, 1933).

2. УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН В ЛИСТЬЯХ И ЦВЕТОЧНЫХ ГОЛОВКАХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ВТОРОГО ГОДА ЖИЗНИ

Углеводный обмен листьев и головок клевера второго года жизни изучался нами в течение двух лет: в 1951 и 1952 гг. Более типичным для Татарской АССР по метеорологическим условиям является 1952 г. (см. табл. I, II и III в приложении). Поэтому подробнее остановимся на результатах исследований этого года.

Определение растворимых сахаров проводилось по микрометоду Бьерри (Шестаков, 1949). Данные полевого опыта в колхозе «Борьба» Лаишевского района Татарской АССР представлены на рис. 3 и 4.

Рис. 3 показывает, что в ранние стадии развития клевера происходит накопление растворимых сахаров в листьях. Этот период аккумуляции охватывал фазы розетки и стеблевания. Переход к фазе бутонизации (с 17 июня по 2 июля) сопровождался убылью сахаров в листьях клевера, которая могла быть вызвана усиленной тратой на ростовые процессы и отток из листьев к органам репродукции. Действительно, многолетние данные показывают, что в этот период происходит интенсивное накопление сухой массы растений. Примером могут служить данные 1953 г., приведенные в табл. 6. В то же время осуществляется подготовка клевера к репродукции: закладываются и развиваются цветочные головки, в которых накапливаются сахара. Снижение содержания сахаров при переходе от фазы стеблевания к фазе бутонизации отмечали, как мы видели выше, Корякина (1953) и Хардуик (Hardwic, 1954).

Переход к цветению (в начале июля) (табл. 6) сопровождался повышением интенсивности накопления сухой массы

разных органов растения, несмотря на то, что в этот период как правило в условиях нашего климата ухудшается водоснабжение растений из верхних горизонтов почвы (см. табл. I—IV в приложении).

Продолжался отток растворимых сахаров из листьев к органам репродукции (рис. 4).

Происходит также трата углеводов на процессы синтеза белков (содержание белкового азота повысилось с 4,8

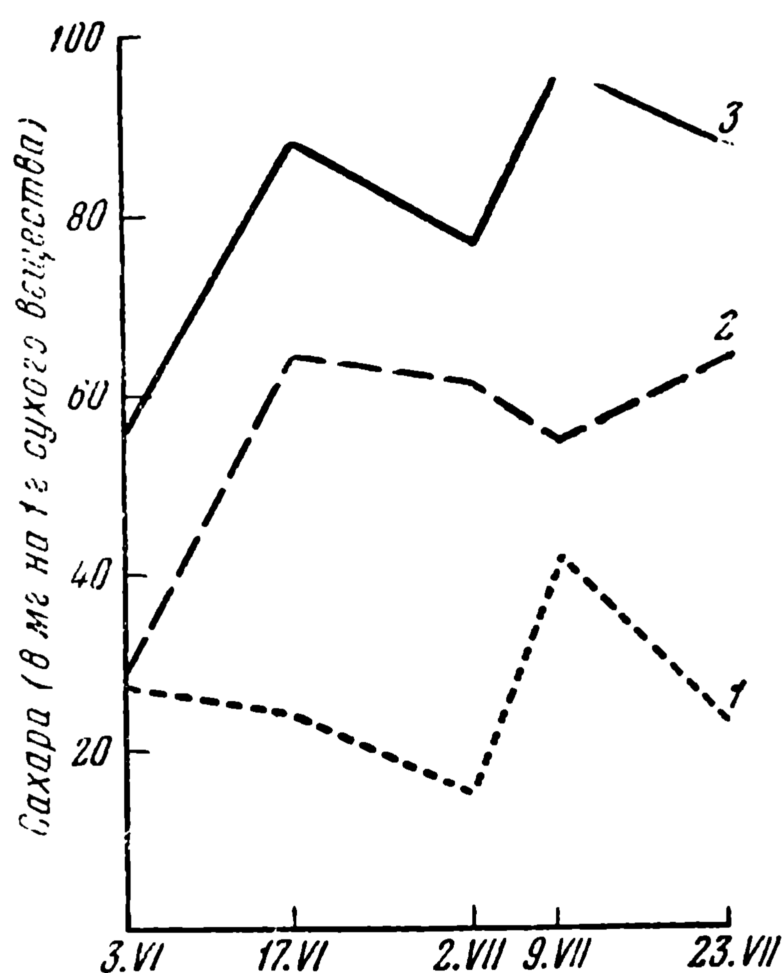


Рис. 3. Динамика сахаров в листьях клевера красного второго года жизни (1952 г.):

1 — нередуцирующие сахара; 2 — редуцирующие сахара; 3 — сумма сахаров.
Фазы развития: 3.VI — розетка; 17.VI—стеблевание; 2.VII — бутонизация; 9.VII — цветение; 23.VII — побурение цветочных головок.

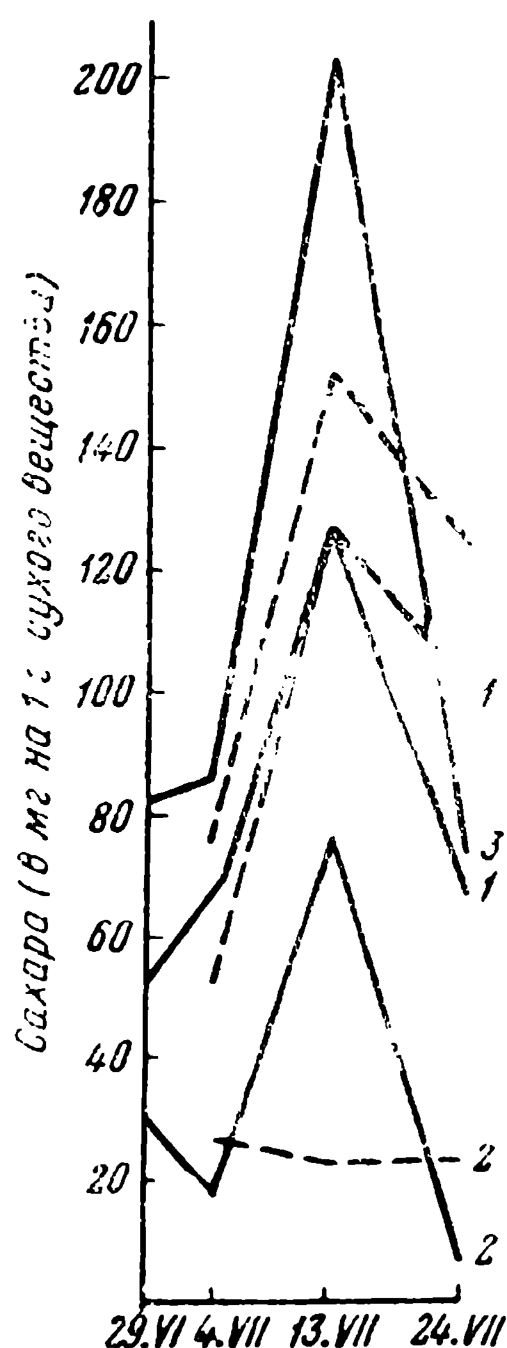


Рис. 4. Динамика сахаров в головках клевера красного второго года жизни:

1 — нередуцирующие сахара; 2 — редуцирующие сахара; 3 — сумма сахаров; сплошные линии — 1951 г.; штриховые линии — 1952 г.
Фазы развития: 29.VI — начало бутонизации; 4.VII — полная бутонизация; 13.VII—цветение; 24.VII — побурение цветочных головок.

до 5,2%) и других соединений в самих листьях. Несомненно, все указанные процессы должны были бы вести к усиленному расходу углеводов в листьях, однако с 2 до 9 июля наблюдается увеличение суммы растворимых углеводов в листьях (см. рис. 3). Это объясняется двумя причинами: усилением гидролиза полисахаридов и некоторой задержкой оттока сахаров из листьев в связи с засухой. Доказательством наличия процесса гидролиза полисахаридов является накопление сахарозы в листьях в этот период (см. рис. 3, 1).

О задержке оттока пластических веществ из листьев свидетельствует накопление в них веществ группы «биоса» и каротиноидов, что не наблюдается при хороших условиях водо-

Таблица 6

Динамика скорости накопления сухой массы (в г/день) клевером красным при оптимальном увлажнении (1953 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Интервал между пробами, дни	Скорость накопления сухой массы				
			целым растением	листьями	стеблями	корнями	головками
Розетка — стеблевание	5 VI—16.VI	11	+0,065	+0,028	+0,09	—	—
Стеблевание — бутонизация	16.VI—1.VII	15	+0,356	+0,101	+0,042	+0,121	—
Бутонизация — цветение	1.VII—7.VII	6	+0,478	+0,12[illegible]	+0,044	+0,314	+0,05

снабжения растений в данный период развития (см. табл. 57 на стр. 100 и рис. 31 на стр. 90).

В фазе побурения головок содержание растворимых сахаров в листьях снижается, что связано с ослаблением фотосинтетической активности стареющих листьев и оттоком из них питательных веществ.

Общий характер динамики сахаров в листьях клевера второго года жизни (по фазам развития) в 1951 г. был таким же, как и в 1952 г. (рис. 3 и 5). В 1952 г. опыт был также поставлен в полевых условиях в колхозе «Борьба».

Как в 1952 г., так и в 1951 г. наблюдалось чередование периодов положительного и отрицательного баланса сахаров в листьях: в периоды розетка — стеблевание (21 мая — 19 июня) и бутонизация — цветение (4—13 июля) накопление растворимых сахаров в листьях преобладает над их расходом (положительный баланс), а в периоды стеблевание — бутонизация (19 июня — 4 июля) и цветение — побурение головок (13—24 июля) преобладающее значение приобретают процессы расхода сахаров (отрицательный баланс).

Однако специфика условий развития клевера в 1951 г. все же наложила известный отпечаток на динамику растворимых сахаров в листьях. Опыт 1951 г. был поставлен на почве с бóльшим потенциальным плодородием (притеррасный чернозем), чем опыт 1952 г. (темно-серая почва). В отличие от

1952 г засуха в 1951 г. была более длительной — с конца стеблевания до фазы побурения головок клевера (см. табл. IV в приложении).

Убыль воды в листьях клевера за период стеблевание — побурение головок в 1952 г. составила 10,8%, а в 1951 г. за тот же срок — 24%. Действие засухи на клевер было бы еще большим, если бы густота стояния растений клевера и тимофеевки в опыте 1951 г. была такой же большой, как и в опыте 1952 г. В 1951 г. на 1 $м^2$ приходилось 76,4 растения, из них клевера — 81%, а в 1952 г. 180,0 растений, из них клевера — 54%.

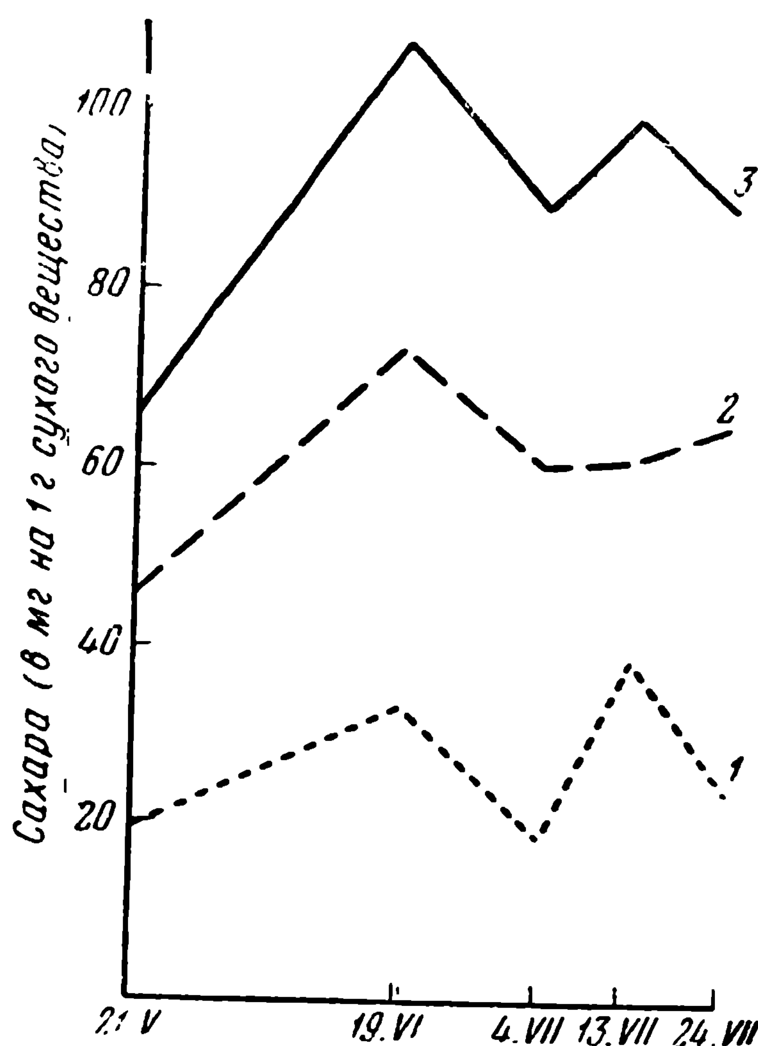


Рис. 5. Динамика сахара в листьях клевера красного второго года жизни (1951 г.):

1 — нередуцирующие сахара; 2 — редуцирующие сахара; 3 — сумма сахаров. Фазы развития: 21.V — розетка; 19.VI — стеблевание; 4.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 24.VII — побурение цветочных головок.

Перенесению засухи растениями в 1951 г. способствовали и свойства почвы, а именно, ее большая оструктуренность. Данные по динамике растворимых сахаров в листьях и цветочных головках клевера второго года жизни в 1951 г. представлены на рис. 4 и 5 и табл. 7.

Более высокий абсолютный уровень содержания растворимых сахаров в листьях клевера в первую половину вегетационного периода 1951 г. не был связан с меньшей тратой этих веществ на ростовые процессы: конечный урожай сена и семян клевера был значительно выше, чем в 1952 г. Высокое содержание сахаров в указанный период 1951 г. явилось следствием более высокой интенсивности фотосинтеза в лучших условиях питания и освещения растений (более плодородная почва и разреженный травостой, чем в 1952 г.).

Менее интенсивное накопление растворимых сахаров в листьях клевера в 1951 г. в период розетка — стеблевание и большая скорость убыли этих соединений из листьев в период стеблевание — бутонизация при более высоком абсолютном уровне сахаров, чем в 1952 г., свидетельствуют о лучшем использовании сахаров в процессах роста и развития растений.

Повышенное содержание растворимых сахаров в листьях клевера во вторую половину вегетационного периода 1951 г

было следствием более высокого уровня содержания сахаров до начала засухи и дальнейшего воздействия засухи, вызвавшей усиление гидролиза полисахаридов и замедление роста.

Скорость изменения содержания общей воды и сахаров в листьях клевер
(Данные 19

Фаза развития	1951		
	Дата взятия проб	Число дней между пробами	Скорость содержания вод (в мг на 1г сырого вещества за сутки)
Розетка — стеблевание	21.V—19.VI	29	—2,7
Стеблевание — бутонизация	19.VI—29.VI	10	—5,1
Бутонизация — цветение	29.VI—13.VII	14	—0,7
Цветение — побурение	13.VII—24.VII	11	—11,0

Меньшая скорость накопления растворимых сахаров при более высоком их абсолютном уровне в листьях клевера в период бутонизация — цветение и ускоренная убыль их в период цветение — побурение головок в 1951 г. объясняются угнетением процесса фотосинтеза и повышением расхода сахаров на дыхание при резко сниженном содержании воды в листьях (табл. 8).

Указание на повышение интенсивности дыхания и снижение интенсивности фотосинтеза при сильном завядании листьев клевера мы находим в работах Апчерча, Питерсона и Хейгана (Upchurch и др., 1955) и Фаттаховой (1955).

Несмотря на неблагоприятные для развития растений метеорологические условия во второй половине вегетационного периода 1951 г., клевер развил большую растительную массу благодаря хорошим условиям почвенного питания и освещения в первую половину вегетационного периода.

Динамика сахаров в головках клевера в 1951 и 1952 гг оказалась сходной, хотя имелись значительные различия в условиях увлажнения растений (см. рис. 4 и табл. IV в приложении). В период бутонизация — цветение происходит интенсивное накопление сахаров в цветочных головках, а в период побурения головок — убыль сахаров, вызванная использованием на биохимические процессы, связанные с вызреванием

семян (синтез белков, жиров). Как и в листьях, и клевера в 1951 г. абсолютный уровень содержания сахаров период положительного баланса был значительно выше, чем в

Таблица

красного второго года жизни по фазам развития и 1952 гг.)

1952 г				
…ения	Дата взятия проб	Число дней между пробами	Скорость изменения	
содержания сахаров (в мг на 1 г сухого вещества за сутки)			содержания воды (в мг на 1 г сырого вещества за сутки)	содержания сахаров (в мг на 1 г сухого вещества за сутки)
1,4	3.VI–17.VI	14	–0,2	2,3
–2,3	17.VI–2.VII	15	–4,0	–0,8
1,1	2.VII–9.VII	7	–6,9	2,8
-0,9	9.VII–23.VII	14	–0,7	–0 6

1952 г., в период отрицательного баланса — ниже (см. рис. 4). Как видно из табл. 9, интенсивность процессов накопления и убыли сахаров в головках клевера в 1951 г. была значительно выше, чем в 1952 г.

Таблица 8

Изменение содержания общей воды в листьях клевера красного по фазам развития

(Данные 1951 и 1952 гг.)

Фаза развития	1951		1952	
	Дата взятия проб	Содержание воды (в % к сырому веществу)	Дата взятия проб	Содержание воды (в % к сырому веществу)
Розетка	21.V	80,4	3.VI	81,5
Стеблевание	19.VI	72,6	17.VI	81,2
Бутонизация	29.VI	67,5	2.VII	75,1
Цветение	13.VII	66,5	9.VII	70,3
Побурение	24.VII	54,4	23.VII	69,4

Особенно резко эта разница проявилась в период созревания семян. Бóльшая обеспеченность головок сахарами и

Скорости изменения содержания общей воды

(Данные 1951

Фаза развития	1951 г.		
	Дата взятия проб	Число дней между пробами	Скорость содержания воды (в *мг* на 1 *г* сырого вещества за сутки)
Бутонизация — цветение	29. VI—13.VII	14	—0,00
Цветение — побурение	13. VII—24. VII	11	—2,7

интенсивное использование их в процессе вызревания семян в 1951 г. наряду с другими факторами обеспечили более высокий урожай семян.

3. УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН В ЛИСТЬЯХ И ЦВЕТОЧНЫХ ГОЛОВКАХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ТРЕТЬЕГО ГОДА ЖИЗНИ

Изучение углеводного обмена в листьях клевера третьего года жизни проводилось в полевом опыте 1950 г. на светло-

Таблица 10

Скорость изменения содержания углеводов в листьях и головках клевера красного третьего года жизни (1950 г.)

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки)

Фаза развития	Число дней между пробами	Листья		Головки	
		начальный и конечный уровень сахаров	скорость изменения содержания сахаров	начальный и конечный уровень сахаров	скорость изменения содержания сахаров
Розетка — стеблевание	18	5,46—13,23	0,43	—	—
Стеблевание — бутонизация	9	13,23—8,23	—0,55	—	—
Бутонизация — начало цветения	11	8,23—9,57	0,12	6,39—10,47	0,37
Начало цветения — полное цветение	12	—	—	10,47—18,20	0,64
Цветение — побурение цветочных головок	11	—	—	18,20—5,94	—1,11

Таблица 9

...суммы сахаров в цветочных головках клевера красного ...1952 гг.)

...ения	1952 г.			
содержания суммы сахаров (в мг на 1 г сухого вещества за сутки)	Дата взятия проб	Число дней между пробами	Скорость изменения	
			содержания воды (в мг на 1 г сырого вещества за сутки)	содержания суммы сахаров (в мг на 1 г сухого вещества за сутки)
+13,1	2. VII—9. VII	7	+2,4	+10,3
−12,0	9. VII—23. VII	14	—12,2	—2,0

серой почве. Вегетационный период 1950 г. по метеорологическим особенностям делился на две части: первая (апрель — первая неделя июля) была резко засушливой, вторая (июль — сентябрь) — дождливой.

В первые фазы развития (фаза розетки, начало стеблевания) клевер не страдал от недостатка воды в почве благодаря использованию весеннего запаса влаги. Но развитие репродуктивных органов (конец стеблевания, бутонизация, начало цветения) происходило уже при недостаточном водоснабжении. В конце вегетационного периода условия увлажнения растений вновь улучшились (см. табл. I—IV в приложении).

В листьях клевера третьего года жизни, так же как и в листьях растений второго года жизни, наблюдается чередование периодов отрицательного и положительного баланса растворимых сахаров. Однако следует отметить меньшую скорость процессов накопления и убыли сахаров в листьях клевера третьего года жизни (табл. 10) по сравнению с этими показателями листьев клевера второго года жизни.

В головках клевера третьего года жизни, как и в головках клевера второго года, максимальное содержание растворимых сахаров наблюдается в фазе цветения (табл. 11). В период цветение — побурение головок происходит интенсивная убыль сахаров в них (табл. 10 и 11).

О причинах убыли растворимых сахаров в головках в этот период говорилось выше.

Сопоставление динамики растворимых сахаров в листьях клевера различных лет жизни показывает, что существенные отличия наблюдаются лишь в листьях клевера первого года

Таблица 11

Динамика содержания сахаров в головках клевера красного третьего года жизни (1950 г.)

(% к сухому веществу)

(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института)

Фаза развития	Дата проб	Сахара		
		редуцирующие	нередуцирующие	сумма
Бутонизация (головки 5 *мм*)	22. VI	5,6	0,8	6,4
Начало цветения (головки 10 *мм*) .	3. VII	6,6	3,9	10,5
Полное цветение	15. VII	12,2	6,0	18,2
Побурение цветочных головок . .	26. VII	4,7	1,2	5,9

жизни; динамика сахаров в листьях клевера второго и третьего года жизни аналогична.

Характерной чертой углеводного обмена листьев клевера первого, второго и третьего лет жизни является преобладание редуцирующих сахаров над нередуцирующими.

4. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО

Рассмотрим вопрос о влиянии на углеводный обмен листьев и головок клевера подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$, вносимых поверхностно весной по отрастающему клеверу второго года жизни.

Как показали полевые опыты в колхозе «Борьба», влияние обеих подкормок на динамику растворимых сахаров в листьях клевера по своей направленности оказалось аналогичным. В первую половину вегетационного периода 1951 г., до конца стеблевания включительно, когда процессы оттока и расхода не так сильно сказываются на содержании сахаров в листьях, как в последующие фазы, явно проявляется влияние бора, стимулирующего синтез растворимых сахаров (рис. 6).

В пробе от 21 мая содержание сахаров в листьях растений, получивших подкормку $N_{45}P_{60}K_{60}$, составило 137% к контролю, а в листьях, подкормленных $N_{45}P_{60}K_{60}$ с бором,— 154,2%. В пробе от 30 мая в первом случае прибавка составила 17%, а во втором — 22,6%. Как видим, разница в содержании растворимых сахаров в листьях клевера сравниваемых вариантов

опыта постепенно сглаживалась. Более того, содержание сахаров в листьях растений, получивших подкормку $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$, 29 июня оказалось ниже, чем в листьях контрольных растений: оно составило 96,5% к контролю. Количество рас-

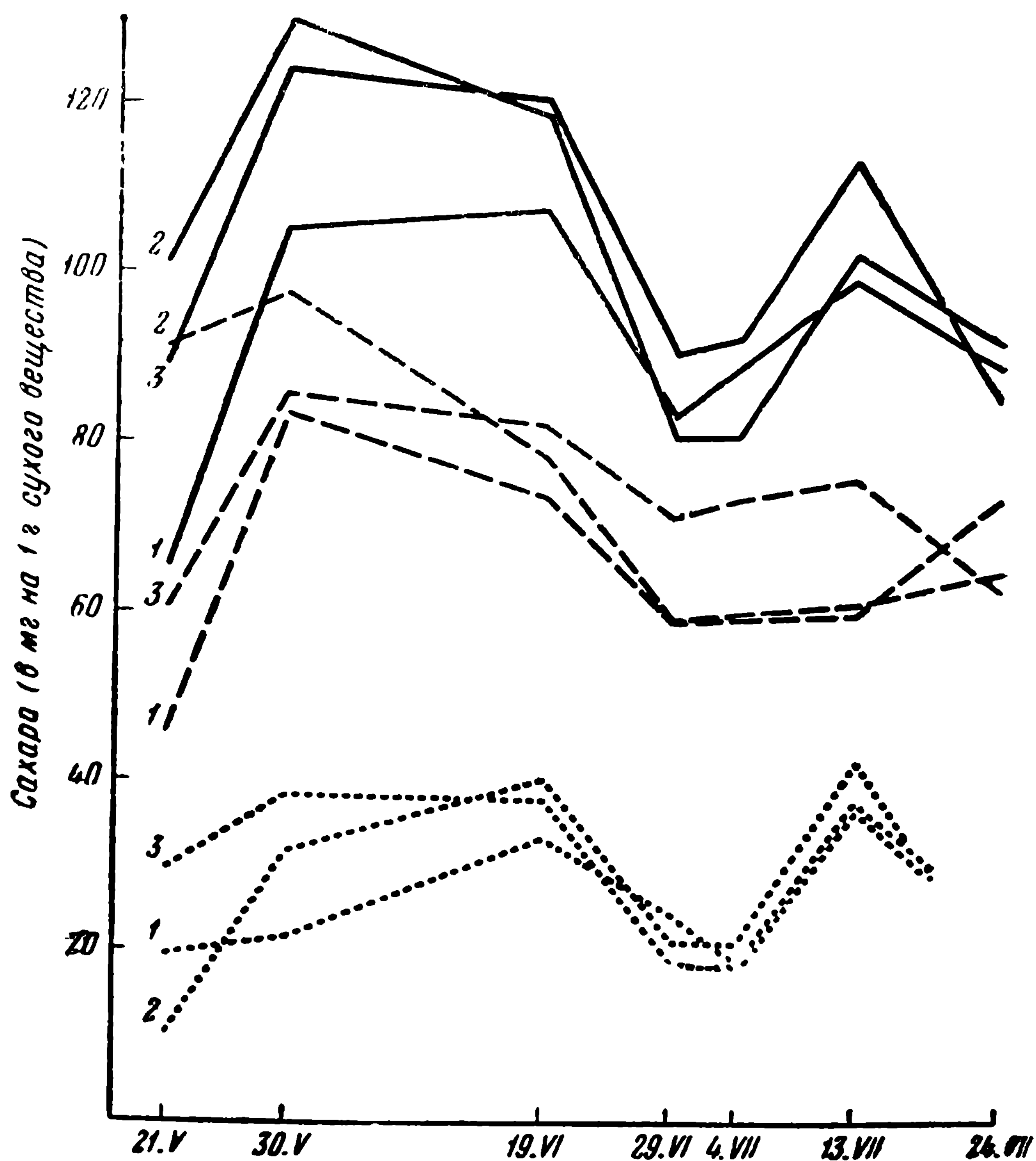


Рис. 6. Влияние подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ на динамику сахаров в листьях клевера красного (1951 г.):

1 — контроль; 2 — $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$; 3 — $N_{45}P_{60}K_{60}$; сплошные линии — сумма сахаров; штриховые линии — редуцирующие сахара; точечные линии — нередуцирующие сахара.

Фазы развития: 21.V — розетка; 30.V — начало стеблевания; 19.VI — стеблевание; 29.VI — начало бутонизации; 4.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 24.VII — побурение цветочных головок.

творимых сахаров в листьях растений, подкормленных $N_{45}P_{60}K_{60}$, превышало в это же время таковое в контроле всего на 8%.

Изменения скоростей накопления и убыли растворимых сахаров в листьях клевера под действием подкормок представлены на табл. 12.

Скорость изменения содержания сахаров в листьях и
(1951 г.) (в *мг* на 1 *г*

Фаза развития	Дата взятия проб	Число дней межд пробами
Розетка — стеблевание	21.V—19. VI	29
Стеблевание — бутонизация	19.VI—29. VI	10
Бутонизация — цветение	29.VI—13. VII	14
Цветение — побурение цветочных головок	13.VII—24. VII	11

* Моментный ряд динамики для этой таблицы дан на рис. 6 и 7

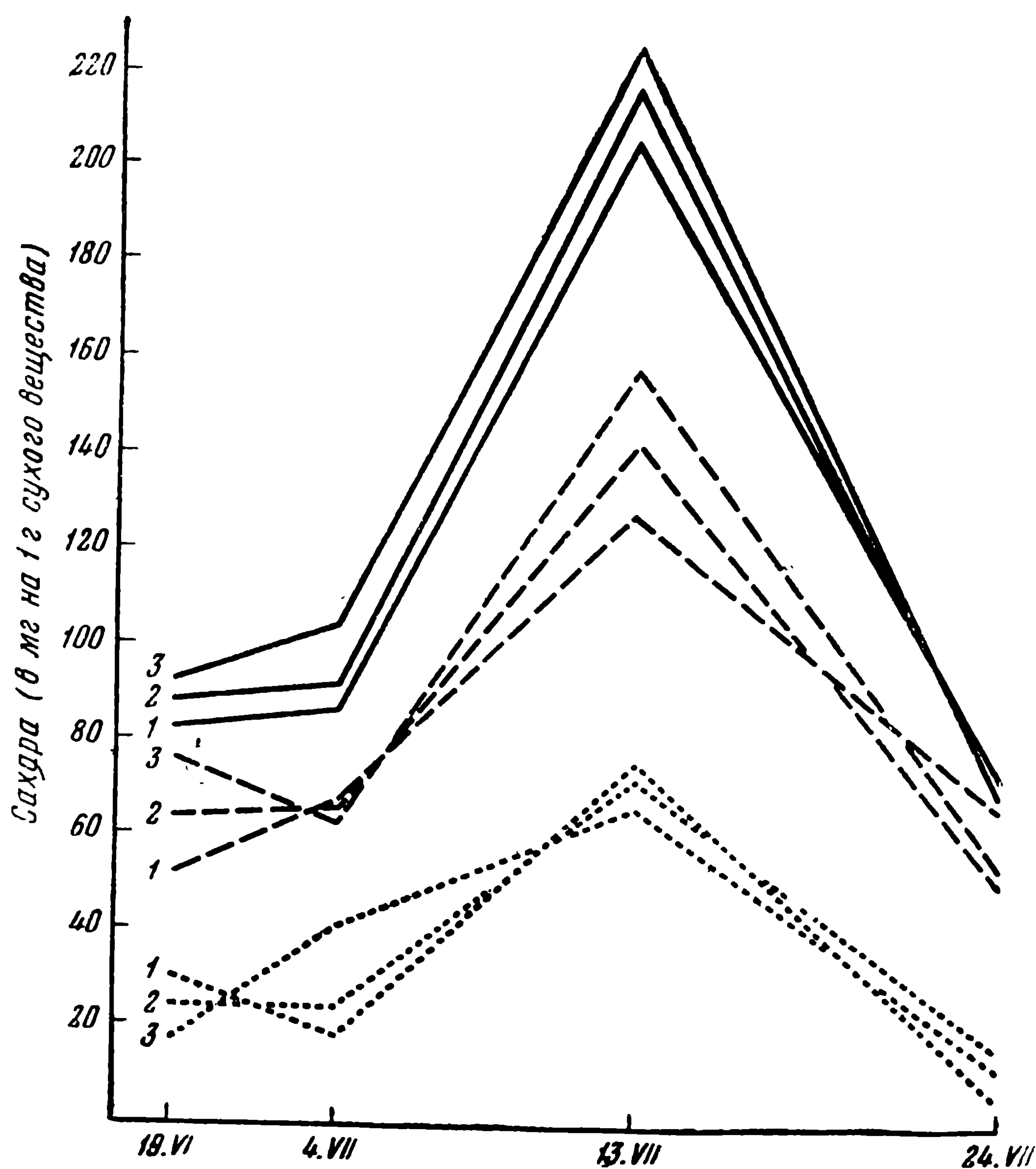


Рис. 7. Влияние подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ на динамику сахаров в головках клевера красного (1951 г.):

1 — контроль; *2* — $N_{45}P_{60}K_{60}$; *3* — $N_{45}P_{60}K_{60}$ + B_2; сплошные линии — сумма сахаров; штриховые линии — редуцирующие сахара; точечные линии — нередуцирующие сахара.

Фазы развития: 19.VI — стеблевание; 4.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 24.VII — побурение цветочных головок.

Таблица 12

цветочных головках клевера красного под влиянием подкормок
сухого вещества за сутки) *

Листья			Головки		
Контроль	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	Контроль	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$
1,4	1,1	0,6	—	—	—
—2,3	—4,0	—3,7	—	—	—
1,1	2,4	2,0	8,7	9,1	9,4
—0,9	—1,3	—1,0	—12,0	—12,4	—14,3

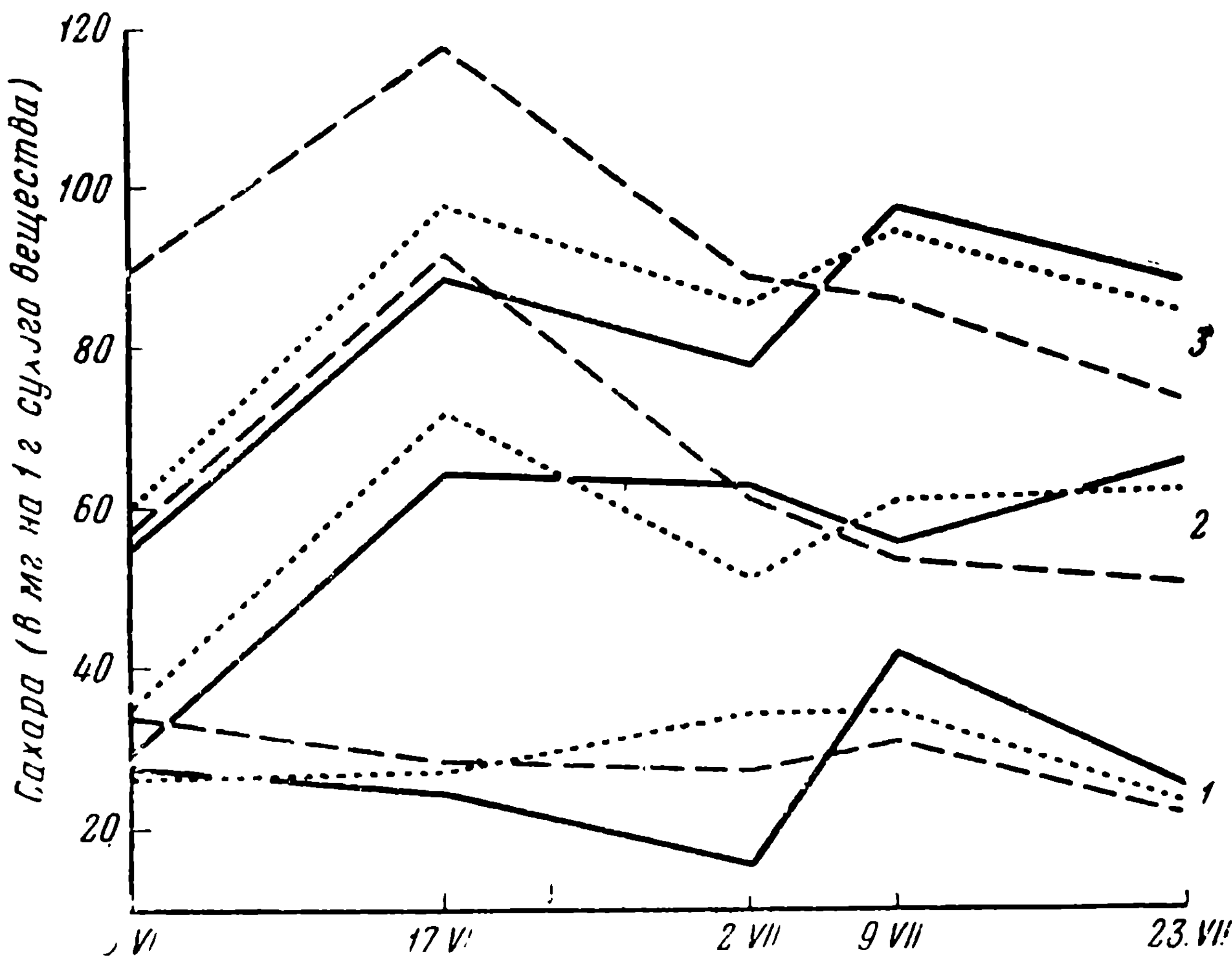


Рис. 8. Влияние подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ на динамику сахаров в листьях клевера красного (1952 г.):

1 — нередуцирующие сахара; *2* — редуцирующие сахара; *3* — сумма сахаров; сплошные линии — контроль; точечные линии — подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$; штриховые линии — подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$.
Фазы развития: 3.VI — розетка; 17.VI — стеблевание; 2.VII — бутонизация; 9.VII — цветение; 23.VII — побурение цветочных головок.

Более интенсивная убыль сахаров из листьев подкормленных растений в период 19—29 июня (конец стеблевания — фаза головок в 5 *мм*) сопровождается большим накоплением их в головках (рис. 7).

Содержание растворимых сахаров в головках клевера, получившего подкормку $N_{45}P_{60}K_{60}$, на 7% превышало содержание растворимых сахаров в головках контрольных растений, а в головках клевера, подкормленного $N_{45}P_{60}K_{60}$ с бором, — на 12%. Отсюда можно сделать вывод, что большая скорость убыли растворимых сахаров из листьев подкормленных растений в период от конца стеблевания до фазы головок в 5 *мм*, о чем говорилось выше, была связана с более интенсивным оттоком этих соединений из листьев в головки. Как показывает рис. 7, содержание сахаров в головках подкормленного клевера оставалось более высоким и в фазе головок в 10 *мм*, и в разгар цветения.

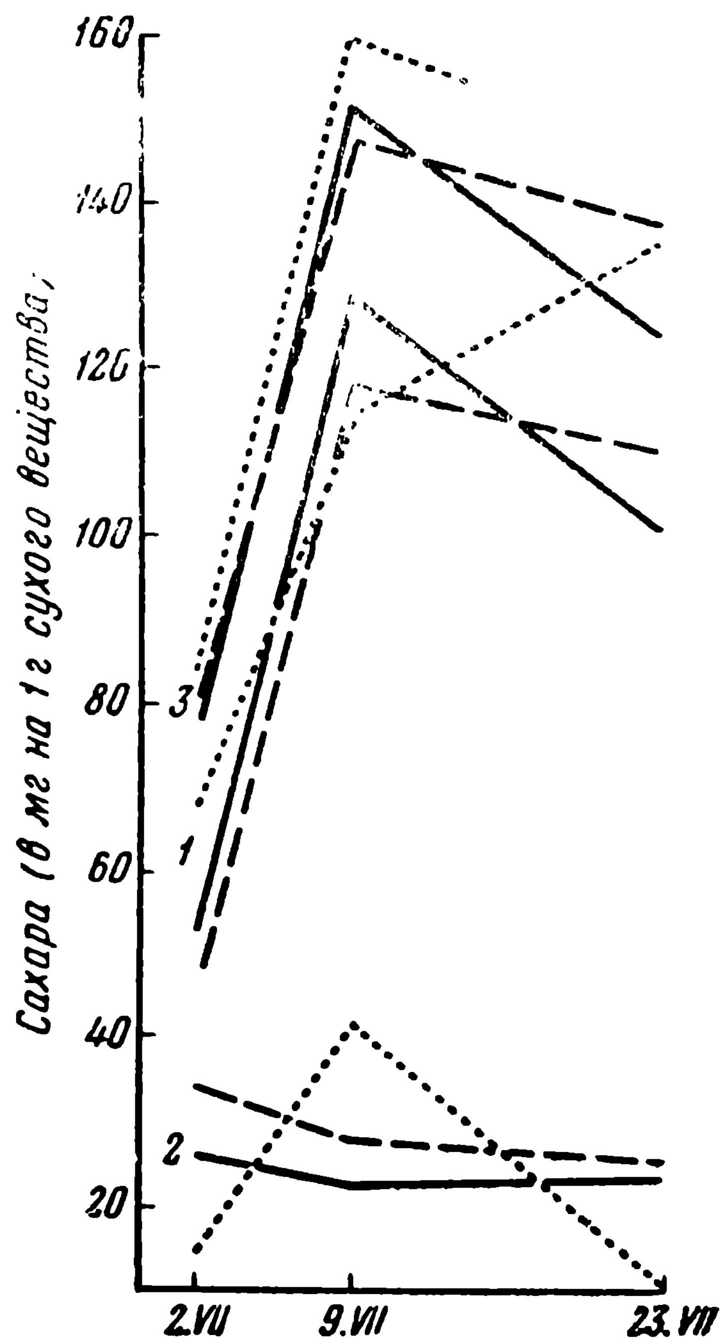


Рис. 9. Влияние подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60} + B_2$ на динамику сахаров в головках клевера красного (1952 г.):

1 — нередуцирующие сахара; *2* — редуцирующие; *3* — сумма сахаров: сплошные линии — контроль; точечные линии — подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$; штриховые линии — $N_{45}P_{60}K_{60} + B_2$ ные линии — подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$; Фазы развития: 2.VII — бутонизация; 9.VII — цветение; 23.VII побурение цветочных головок

Эти данные позволяют сделать вывод о стимулирующем действии подкормок не только на процессы синтеза сахаров, но и на процессы их оттока из листьев. Особенно эффективным в этом отношении было влияние подкормки $N_{45}P_{60}K_{60} + B_2$.

Аналогичное влияние подкормок на динамику растворимых сахаров в листьях и головках клевера было отмечено и в 1952 г. (рис. 8 и 9).

Указания о стимулирующем влиянии бора на синтез углеводов в листьях и отток в репродуктивные органы и корни имеются в работах М. Я. Школьника (1950, 1955), В. В. Яковлевой (1956), В. П. Боженко (1956), А. В. Старцевой и И. М. Васильевой (1956). В дальнейшем нами было изучено влияние подкормок и на другие группы углеводов.

Данные о влиянии некоторых микроэлементов на содержание в листьях сахаров, крахмала и клетчатки приведены в табл. 13.

Таблица 13

Влияние микроэлементов на содержание углеводов в листьях клевера красного

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)

Вегетационный опыт, 1957 г.

Фаза развития и дата взятия проб	Вариант опыта	Сумма растворимых сахаров	Крахмал	Клетчатка
Стеблевание, 16.VI	NPK	47,9	123,8	100,0
	NPK + B	—	—	—
	NPK + Cu	53,6	148,1	94,7
	NPK + Mo	57,2	157,2	89,3
	NPK + Zn	53,1	137,5	97,5
Бутонизация, 24.VI	NPK	36,5	140,2	—
	NPK + B	—	—	—
	NPK + Cu	37,1	152,3	—
	NPK + Mo	30,8	116,5	—
	NPK + Zn	34,4	113,2	—
Цветение, 10.VII	NPK	45,0	82,4	88,8
	NPK + B	47,5	105,3	91,2
	NPK + Cu	42,3	93,1	105,6
	NPK + Mo	36,6	106,5	94,6
	NPK + Zn	37,0	98,8	95,5
Побурение цветочных головок, 21.VII	NPK	31,0	78,3	111,9
	NPK + B	36,1	87,6	123,8
	NPK + Cu	25,1	83,7	118,9
	NPK + Mo	36,7	75,4	117,3
	NPK + Zn	32,0	79,9	121,2
Хронологические средние	NPK	39,6	98,0	105,7
	NPK + B		—	—
	NPK + Cu	37,8	110,8	99,9
	NPK + Mo	37,1	106,0	99,0
	NPK + Zn	36,6	101,3	102,4

ВЫВОДЫ

1. Клевер красный является культурой, требовательной к условиям освещения. Нижний порог освещенности, при котором возможен фотосинтез, лежит в пределах 10 тыс. *лк*.

2. Покровные культуры, ухудшая условия освещения и водоснабжения растений, снижают интенсивность фотосинтеза клевера красного, причем роль фактора, ограничивающего фотосинтез, может играть или освещенность, или водоснаб

жение, в зависимости от того, который из этих факторов находится в минимуме.

3. Покровные культуры ухудшают углеводный обмен листьев клевера красного: замедляют использование сахаров на ростовые процессы, снижают интенсивность фотосинтеза, усиливают гидролитические процессы в период засухи.

4. Специфическими особенностями углеводного обмена листьев клевера красного, представителя семейства бобовых, по сравнению с представителями семейства злаковых, является высокое содержание крахмала и малое количество сахарозы. Характерным для клевера является также преобладание редуцирующих сахаров над нередуцирующими.

5. Для листьев клевера красного характерно относительное постоянство содержания целлюлозы и инкрустирующих гемицеллюлоз (до фазы цветения включительно) и высокая лабильность в содержании крахмала.

6. В условиях засушливого лета характерной особенностью динамики растворимых сахаров в листьях клевера красного первого года жизни является их накопление к концу вегетационного периода.

7. Динамика растворимых сахаров в листьях клевера красного второго года жизни характеризуется сменой положительного и отрицательного балансов. Периоды розетка — стеблевание и бутонизация — цветение характеризуются положительным балансом растворимых сахаров в листьях, а периоды стеблевание — бутонизация и цветение — побурение головок — отрицательным.

8. Динамика растворимых сахаров в головках клевера красного второго года жизни характеризуется накоплением их в головках в течение всего периода развития до фазы полного цветения включительно. В фазе побурения головок наблюдается уменьшение содержания растворимых сахаров в связи расходом их на биохимические процессы, связанные с созреванием семян.

9. Динамика растворимых сахаров в листьях и головках клевера красного третьего года жизни существенно не отличается от этой динамики у клевера второго года жизни.

10. Подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$, данные весной по отрастающему клеверу второго года жизни, улучшают углеводный обмен листьев, головок и корней, стимулируют синтез сахаров в листьях и их отток в репродуктивные органы и в корни. Влияние подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ на углеводный обмен листьев и головок оказалось более эффективным, чем влияние подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}$. В этом проявилось положительное влияние бора на углеводный обмен растения.

ГЛАВА II

АЗОТНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО

1. АЗОТНЫЙ ОБМЕН ЛИСТЬЕВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ

Большинство работ по азотному обмену бобовых растений было связано с изучением роли клубеньковых бактерий в усвоении свободного азота атмосферы. Несмотря на большое число исследований химизм усвоения молекулярного азота клубеньковыми бактериями все же полностью еще не выяснен. Наиболее вероятной считается гипотеза, по которой усвоение молекулярного азота бактериями идет через аммиак (Кретович, 1952; Рубин, 1956). Однако путь восстановления азота в аммиак не выяснен. Аммиак вступает в реакцию с альфа-кетоглютаровой кислотой и дает глютаминовую кислоту. Последняя, подвергаясь далее декарбоксилированию, переаминированию и другим превращениям, может дать начало некоторым аминокислотам. Аминокислоты, синтезированные клубеньковыми бактериями, выделяются в цитоплазму клеток клубенька.

В последнее время выдвигается представление о большом значении гемоглобиноподобных веществ в биохимических процессах, разыгрывающихся при связывании молекулярного азота клубеньковыми бактериями. Высказывается также предположение, что в процессе восстановления молекулярного азота бактериями большую роль играют некоторые микроэлементы (молибден и марганец).

Ф. Ф. Юхимчук (1957) проводил опыт с обрыванием листьев у желтого люпина и показал, что даже частичное обрывание листьев сильно снижает число развивающихся на корнях клубеньков. Указанный автор объясняет это тем, что небольшое число листьев, которое оставлялось на растении, не могло обеспечить такого количества ассимилятов, которое необходимо

для достаточного снабжения корней и клубеньков. На основании своих опытов Ф. Ф. Юхимчук приходит к заключению, что «решающим фактором в образовании клубеньков на корнях бобового растения, их развития и жизнедеятельности является ассимиляционный аппарат — листья растений» (Юхимчук, 1957, стр. 30).

Исследования некоторых авторов показали, что содержание азота в клубеньках увеличивается до определенного периода, примерно до фазы цветения бобового растения. После этого азот из клубеньков перемещается в верхушки растения — в цветы и плоды. Опыты Ф. Ф. Юхимчука с удалением у люпина бутонов и цветов показали, что у дефлорированных растений увеличивается число клубеньков на корнях, повышается содержание общего азота в корнях и клубеньках, вместе с тем удлиняется период накопления сухого вещества растением. «Устранением плодоношения растений, применяя удаление бутонов,— пишет Ф. Ф. Юхимчук,— можно выявить потенциальные возможности к повышенной их жизнедеятельности» (там же, стр. 65). Этот автор отмечает, что переход к цветению играет решающую роль в передвижении азотистых веществ из клубеньков и корней в надземные вегетативные и репродуктивные органы растения.

П. И. Лисицын (1947) показал путем срочных учетов, что процентное содержание азота в корнях клевера достигает максимума ранней весной, до начала вегетации. С начала вегетации оно постепенно снижается, достигая минимума в конце лета, а затем постепенно повышается к осени, обычно не достигая весенних размеров. Это относится к клеверу конца первого и всего второго года жизни. Такую же картину дали учеты в конце второго и в течение всего третьего года жизни.

В связи с тем, что ранней весной обнаружено повышенное содержание азота в корне, необходимо было выяснить, что происходит с азотом в корне в зимние месяцы. Повышение процента азота в корне к весне еще не доказывает его накопления. Очевидно, это явление можно объяснить «обогащением» корней азотом за счет расходования за зимние месяцы углеводов. Процент азота при этом, естественно, должен повышаться, хотя абсолютное его количество не увеличивается. К сожалению, опыты, поставленные с целью решения указанного вопроса, не дали определенного результата. Не удалось также доказать повышение содержания азота в корнях с возрастом: на второй и третий годы жизни клевера. Не наблюдалось накопления азота в корнях клевера под влиянием чеканки (удаления цветущих головок) и удаления верхушек стеблей на $1/4$—$1/2$ длины.

И. С. Травин (1950), исследуя рост и связанный с ним расход питательных веществ у клевера, показал, что до начала

стеблеобразования надземная часть растений клевера состоит исключительно из органов фотосинтеза. В этот период в растении преобладает аккумуляция запасов над их расходом. С начала образования стеблей до начала образования головок происходит большой расход запасов. Естественно, что в это время корень и розетка истощаются в большей или меньшей мере, лишаясь накопленных питательных веществ. Однако в период от начала бутонизации до начала цветения снова накопление питательных веществ преобладает над их расходованием. В это время фотосинтезирующая поверхность клевера достигает максимума, а рост органов, потребляющих запасы, резко задерживается.

Со времени полного цветения до созревания семян потребление запасов вновь преобладает над накоплением, так как листовая поверхность медленно уменьшается, а зреющие семена требуют большого количества питательных веществ, особенно азота. По мнению И. С. Травина, максимальная

Таблица 14

Динамика содержания азота в листьях клевера красного первого года жизни

(полевой опыт 1952 г.) (в *мг* на 1 *г* сухого вещества)

По Л. А. Шишкиной (1956)

Дата взятия проб	Вариант опыта	Азот		
		общий	белковый	растворимый
21.VII	Клевер:			
	под яровой пшеницей	36,23	34,32	1,91
	» озимой рожью	39,30	37,79	1,51
	» озимой пшеницей	35,06	33,65	1,41
	Беспокровный посев .	42,90	40,50	2,42
26.VIII	Клевер:			
	под яровой пшеницей .	46,89	43,28	3,61
	» озимой рожью . .	44,74	42,50	2,24
	» озимой пшеницей .	44,10	41,65	2,45
	Беспокровный посев .	59,25	54,86	4,39
19.IX	Клевер:			
	из-под яровой пшеницы .	44,44	41,85	2,59
	» озимой ржи .	36,11	34,00	2,11
	» озимой пшеницы .	35,83	33,71	2,12
	Беспокровный посев . .	—	—	—

потребность в питательных веществах у клевера наблюдается в периоды стеблеобразования, формирования и созревания семян.

В. В. Конержинский (1950) отмечает, что ко времени цветения клевера начинается распад клубеньков на корнях и отток азотистых веществ к генеративным органам. Вместе с тем он отмечает, что в этот период иногда обнаруживается значительная потребность клевера в минеральном азоте.

В упомянутых выше работах азотный обмен клевера характеризуется содержанием общего и белкового азота. Нам это казалось недостаточным, и мы попытались провести более дробный учет фракций азота в органах клевера.

Азотный обмен листьев клевера первого года жизни в значительной степени определяется влиянием покровных культур. Некоторые данные по этому вопросу имеются в работе Л. А. Шишкиной (1956) — табл. 14—16.

Табл. 14 показывает, что покровные культуры резко снижают содержание всех форм азота в листьях клевера.

Таблица 15

Влияние покровной культуры на накопление сухой массы и развитие листовой поверхности клевера красного
(полевой опыт 1952 г.)
По Л. А. Шишкиной (1956)

Дата взятия проб	Вариант опыта	Сухой вес 10 растений (в *г*)	Площадь листовой поверхности с 10 растений (в $см^2$)
21.VII	Клевер:		
	под яровой пшеницей	0,65	108,2
	» озимой рожью	0,62	105,7
	» озимой пшеницей	0,40	58,6
	Беспокровный посев	7,12	891,7
16.VIII	Клевер:		
	под яровой пшеницей	0,83	128,6
	» озимой рожью	1,01	165,3
	» озимой пшеницей	0,50	62,1
	Беспокровный посев	9,50	1065,9
19.IX	Клевер:		
	из-под яровой пшеницы	1,70	235,7
	» озимой ржи	1,88	295,3
	» озимой пшеницы	0,63	113,2
	Беспокровный посев	—	—

Сильное уменьшение площади листовой поверхности (табл. 15), уменьшение скорости накопления сухой массы (табл. 16), а также резкое угнетение развития корневой системы растений под покровом дают основание заключить, что

Таблица 16

Скорость накопления сухого вещества клевером первого года жизни под различным покровом (в *мг* за сутки)
(полевой опыт 1952 г.)
По Л. А. Шишкиной (1956)

Вариант опыта	Интервал между пробами	Скорость накопления
Беспокровный посев . .	5.VII—21.VII	282,50
	21.VII—16.VIII	91,54
	16.VIII—24.VIII	232,50
	24.VIII—19.IX	—
Под яровой пшеницей . .	5.VII—21.VII	12,50
	21.VII—16.VIII	6,92
	16.VIII—24.VIII	20,00
	24.VIII—19.IX	27,31
Под озимой рожью .	5.VII—21.VII	5,00
	21.VII—16.VIII	15,38
	16.VIII—24.VIII	56,25
	24.VIII—19.IX	16,15
Под озимой пшеницей . .	5.VII—21.VII	8,88
	21.VII—16.VIII	3,85
	16.VIII—24.VIII	7,50
	24.VIII—19.IX	2,69

пониженное содержание в листьях общего азота связано с ослабленным поступлением его в надземные органы подпокровного клевера, а меньшее содержание белкового азота — с угнетением синтетических процессов.

2. АЗОТНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПРИ ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ (ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ОПЫТ 1953 г.)

Данные об азотном обмене разных органов клевера красного второго года жизни при оптимальных условиях увлажнения (70% полной влагоемкости почвы) приведены в табл. 17—24.

Таблица 17

Содержание азота в разных органах клевера красного

(в *мг* на одно растение и % к содержанию азота во всем растении)

Моментный ряд динамики

Фаза развития	Дата взятия проб	Все растение (в *мг*)	Корни		Стебли		Листья		Головки	
			мг	%	*мг*	%	*мг*	%	*мг*	%
Розетка	5.VI	34,63	10,69	30,8	—	—	23,94	69,2	—	—
Стеблевание	16.VI	51,82	12,59	24,4	5,07	9,8	34,16	65,8	—	—
Бутонизация	1.VII	182,04	34,96	19,2	32,70	17,9	07,78	59,2	6,60	3,7
Цветение	7.VII	278,09	46,36	16,7	62,48	22,5	32,44	47,6	36,81	13,2
Побурение цветочных головок	22.VII	410,1	67,50	16,5	65,10	15,9	56,50	38,2	121,00	29,4

Как показывает табл. 17, абсолютное содержание азота во всем растении и отдельных органах с возрастом увеличивается. Наибольшая скорость накопления азота всем растением отмечалась в период бутонизация — цветение, с 1 по 7 июля (табл. 18).

Таблица 18

Скорость накопления азота всем растением клевера красного и его отдельными органами

(в *мг* на одно растение за сутки)

Период развития	Даты взятия проб	Число дней между пробами	Все растение	Корни	Стебли	Листья	Головки
Розетка — стеблевание	5.VI—16.VI	11	1,61	0,17	—	0,93	—
Стеблевание — бутонизация	16.VI—1.VII	15	8,68	1,50	1,80	4,90	—
Бутонизация — цветение	1.VII—7.VII	6	16,01	1,90	4,96	4,14	5,03
Цветение — побурение цветочных головок	7.VII—22.VII	15	8,80	1,40	0,20	1,60	5,60

В данный период происходило усиленное накопление азота всеми органами: головками, стеблями, листьями и корнями. При этом скорость накопления азота в головках была выше, чем в стеблях, в стеблях выше, чем в листьях, и т. д. Однако

скорость аккумуляции азота отдельными органами растения была неодинаковой. Так, за период розетка — цветение содержание азота в массе корней увеличилось в 4 раза, стеблей — в 12, листьев — в 4 раза. Таким образом, с возрастом меняется и доля азота того или иного органа в общем азотном запасе всего растения (см. табл. 17).

Из табл. 17 видно, что бóльшая часть накопленного клеверным растением азота в течение всего вегетационного периода сосредоточена в листьях (69,2—47,6%), затем идут корни (лишь в фазе побурения головок содержание азота в них уступает таковому в стеблях) стебли и, наконец, головки. Интересно отметить, что доля азота (% к количеству азота во всем растении) до фазы цветения включительно в листьях и корнях снижается, а в стеблях и головках возрастает. Это обстоятельство связано с оттоком азотсодержащих соединений из корней и листьев через стебли в репродуктивные органы.

Бóльшая часть азота в растении входит в состав белков: 63,69—80,10% к общему запасу в растении (табл. 19).

Таблица 19

Содержание различных форм азота в целом растении клевера красного
(в *мг* и % к содержанию азота во всем растении)

Фаза развития	Дата взятия проб	Азот общий	Азот белковый		Азот небелковый	
		мг	*мг*	%	*мг*	%
Розетка	5.VI	34,63	27,12	78,34	7,51	21,69
Стеблевание	16.VI	51,82	33,06	63,69	18,76	36,20
Бутонизация	1.VII	182,04	147,20	80,10	34,87	19,92
Цветение .	7.VII	278,09	220,70	79,36	57,39	20,64
Побурение цветочных головок	22.VII	410,10	319,20	77,80	90,90	22,20

Нужно отметить, что содержание азота в сухом веществе бобового растения — клевера значительно выше, чем у небобового растения (у клевера — 3—5%, у пшеницы — 0,4—2,8%).

Для веществ, находящихся в растении в незначительных количествах, обычный способ выражения их содержания (в процентах к сухому веществу) не дает истинного представления о возрастной динамике этих соединений. Как правило, процент сухого вещества в любом органе растения с возрастом

[illegible] при одновременном уменьшении процентного [illegible] Это возрастание доли сухого вещества в [illegible] материале происходит в основном за счет угле- [illegible] Поэтому при общепринятом способе расчета содержа-

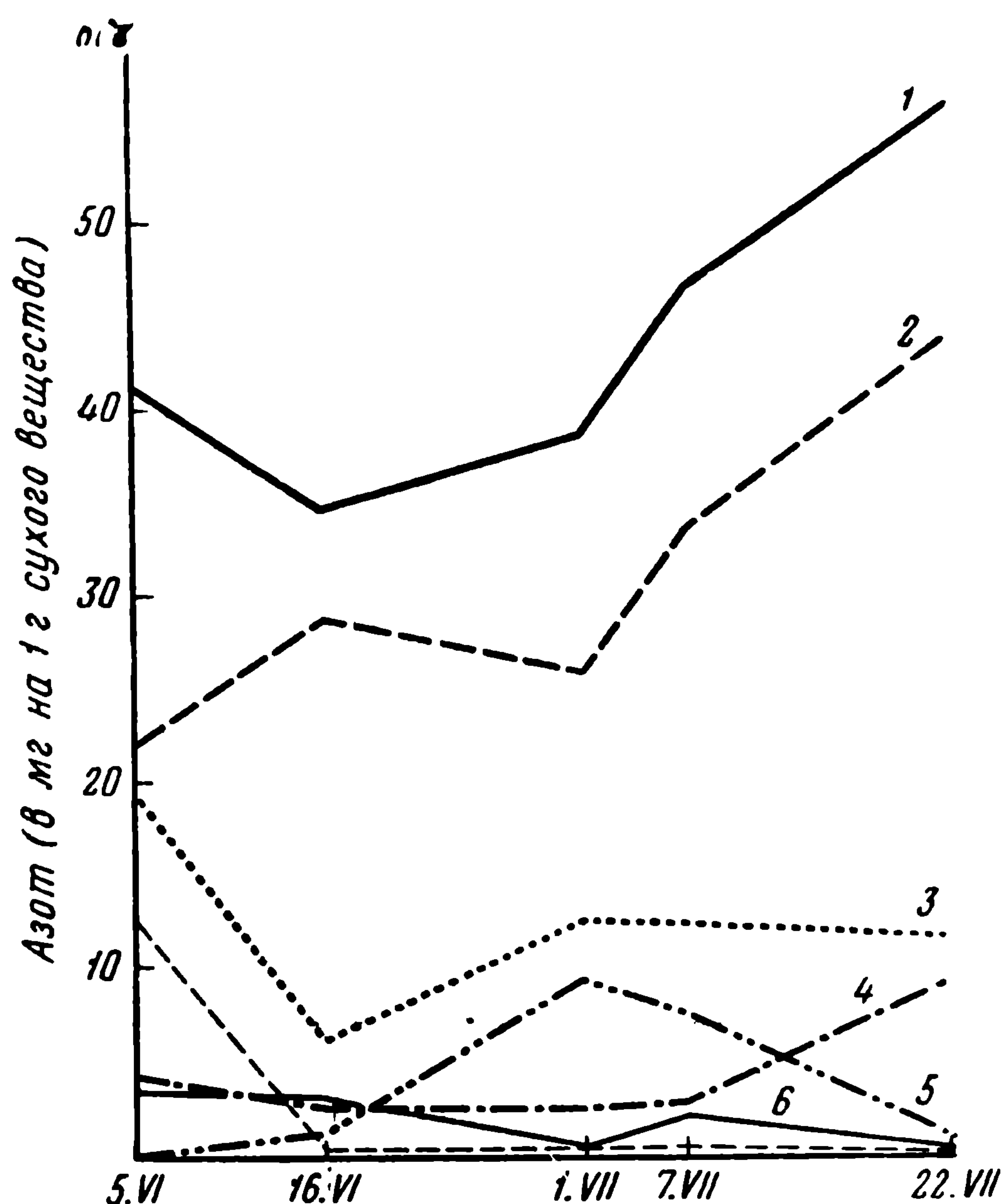


Рис. 10. Динамика азота в корнях клевера красного:

1 — общий азот; *2* — белковый; *3* небелковый. *4* — амидный; *5* — аммиачный; *6* — нитратный; штриховая линия — азот кислот и оснований. Фазы развития: 5.VI — розетка; 16.VI—стеблевание 1.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 22.VII — побурение цветочных головок.

ние веществ, находящихся в растении в малых количествах (фосфор, пигменты и т. д.), по мере развития растений получается все более заниженным.

На несовершенство способа выражения содержания пигментов в процентах к сухому веществу листьев указывал В. Н. Любименко (1908). Он предложил относить содержание пигментов к первоначальному или конечному сухому весу. Мы применили рекомендуемый В. Н. Любименко способ расчета для выражения содержания азота и фосфора, что дало возможность составить более правильное представление о возрастной динамике этих веществ.

Динамика азота в корнях представлена на рис. 10 и в табл. 20 и 21.

Как видно из рис. 10, содержание азота в корнях изменяется с возрастом. В период розетка — стеблевание (5—16 июня) количество общего азота в корнях снижалось (отрицательный баланс азота), начиная же с фазы стеблевания — неуклонно возрастало до конца вегетации. Максимальная скорость накопления азота корнем наблюдалась в период бутонизация — цветение (табл. 20).

Таблица 20

Скорость изменения содержания разных форм азота в корнях клевера красного

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки) *

Период развития растений	Даты взятия проб	Число дней между пробами	Азот						
			общий	белковый	небелковый				
					общее количество	аммиачный	нитратный	амидный	азот кислот и оснований
Розетка — стеблевание	5.VI—16.VI	11	−0,58	+0.62	−1,20	+0,09	−0,05	−0,13	−1,12
Стеблевание — бутонизация	16.VI—1.VII	15	+0,26	−0,18	+0,44	+0,55	−0,14	+0,00	+0,02
Бутонизация — цветение .	1.VII—7.VII	6	+1,25	+1,28	−0,03	−0,34	+0,26	+0,06	+0,00
Цветение — побурение головок	7.VII—22.VII	15	+0,67	+0,71	−0,03	−0,41	−0,09	+0,47	−0,07

Моментный ряд динамики для этой таблицы дан на рис. 10 и в табл. 22.

Азотный обмен в корне тесно связан с образованием белков. Содержание белкового азота в корнях в течение всего вегетационного периода значительно превосходило содержание небелкового азота. Из рис. 10 видно, что ранний период развития корней характеризовался преобладанием синтетических процессов над гидролитическими. Содержание белкового азота за этот период заметно возросло. Это накопление сопровождалось убылью в корне небелкового органического азота. Однако скорость накопления первого уступала скорости убыли второго. Очевидно, потеря корнем небелкового азота в это время была связана не только с расходом его на синтез белков в самом корне, но и — частично — с оттоком из корня в листья. Однако значительный отток небелкового органического азота из корня в листья в этот период времени допустить трудно, так как в листьях в это время также наблюдался

Таблица [illegible]

Содержание разных форм азота в органах клевера красного (в *мг* на 1 *г* сухого вещества)
(моментные ряды динамики)

Дата взятия проб	Фаза развития	Азот							
		общий	белковый	небелковый					
				общее количество	органический небелковый	амидный	неорганический небелковый	аммиачный	нитратный
				Корень					
5.VI	Розетка	41,11	22,00	19,11	15,91	3,72	3,20	Следы	3,20
16.VI	Стеблевание .	34,75	28,88	5,87	2,25	2,25	3,62	1,00	2,62
1.VII	Бутонизация	38,62	26,08	12,54	2,68	2,29	9,86	9,36	0,50
7.VII	Цветение	46,14	33,76	12,38	3,00	2,62	9,38	7,29	2,09
22.VII	Побурение цветочных головок	56,24	44,36	11,88	10,09	9,75	1,79	1,18	0,61
				Стебли					
5.VI	Розетка	—	—	—	—	—	—	—	—
16.VI	Стеблевание	18,35	13,88	4,47	3,43	3,13	1,04	Следы	1,04
1.VII	Бутонизация	16,36	10,88	5,48	4,84	4,41	0,62	0,45	0,17
7.VII	Цветение	17,57	13,26	4,31	2,91	2,53	1,40	1,03	0,37
22.VII	Побурение цветочных головок	16,23	13,13	3,10	1,74	0,63	1,33	1,26	0,07
				Листья					
5.VI	Розетка	50,10	38,79	11,31	10,12	1,50	1,19	Следы	1,19
16.VI	Стеблевание	49,54	40,72	8,82	7,31	6,58	1,51	1,07	0,44
1.VII	Бутонизация	55,84	44,79	11,05	10,55	7,77	0,50	0,50	—
7 VII	Цветение .	53,88	44,72	9,16	6,51	6,45	2,65	2,48	0,17
22.VII	Побурение цветочных головок	51,48	42,42	9,06	4,19	4,14	4,87	4,38	0,53
				Головки					
1.VII	Бутонизация	45,93	38,26	7,67	6,88	Следы	0,79	0,79	Следы
7.VII	Цветение	28,32	22,08	6,24	6,02	6,02	0,21	0,16	0,05
22.VII	Побурение цветочных головок .	97,61	68,18	29,43	26,90	8,66	2,53	2,53	Следы

отрицательный баланс органического небелкового азота, обусловленный синтезом белков в листьях (см. рис. 12).

Период стеблевание — бутонизация (16 июня — 1 июля) характеризовался довольно значительным уменьшением содержания белкового азота в корне, сопровождавшимся накоплением небелкового азота. В это время можно предполагать отток белков из корня через стебли (где тоже наблюдался отрицательный баланс белкового азота) в стеблевые листья и зачатки цветов.

Начиная с фазы бутонизации, в корнях прочно установился положительный баланс общего и белкового азота при незначительном изменении содержания небелкового.

Максимальная скорость накопления общего и белкового азота в корне наблюдалась в период бутонизация — цветение (табл. 21). В это время в листьях отмечался лишь слабо выраженный отрицательный баланс белкового азота (см. табл. 24). Отсюда можно сделать вывод, что накопление белкового азота в корне в этот период было вызвано не только притоком его из листьев, но и синтезом этого азота в самом корне. Однако вполне возможно, что в данном синтезе играли известную роль небелковые органические азотистые вещества, притекавшие в корень из листьев, где в это время наблюдался отрицательный баланс органического небелкового азота (амидного).

Второй период интенсивного накопления белкового азота в корне (между цветением и побурением головок) сопровождался отрицательным балансом белкового азота в листьях и стеблях (см. табл. 23 и 24). В это время отток из листьев мог идти в двух направлениях: в цветочные головки и в корень. Рис. 10 и 13 показывают, что в указанный период накопление белкового азота в головках шло значительно интенсивнее, чем в корне (примерно в 4 раза). Таким образом, бо́льшая часть белковых веществ, оттекавших из листьев, шла в цветочные головки, а не в корень. Вместе с тем за указанное время в корне произошла убыль небелкового азота — аммонийного и нитратного (табл. 21). Эти данные указывают на синтез белков в самом корне.

Анализ пасоки клевера (табл. 22) показал, что в период стеблевание — бутонизация убыль азота в корне сопровождалась нарастанием выноса азотистых соединений в надземные органы, а в период бутонизация — цветение — ослаблением выноса азота. Основная часть азота в пасоке клевера находилась в органической форме.

Содержание аммиачного и нитратного азота в корне было невелико. Количество аммиачного азота в корне большей частью превышало содержание нитратного азота.

Таблица 22

Содержание азота в пасоке клевера красного

Форма азота	Фаза развития	Концентрация азота (в *мг/л*)	Вынос азота (*мг/час*)
Общий	Стеблевание	3998,0	0,3998
	Бутонизация	4672,0	0,4630
	Цветение	1250,0	0,2050
Нитратный	Стеблевание	164,0	0,0164
	Бутонизация	121,1	0,0075
	Цветение	102,0	0,0167

Из минерального азота корней (азот нитратов, азот аммиака) наибольшим колебаниям было подвержено содержание аммиачного азота. Количество его колебалось от 0 до 8 *мг/час*, а содержание нитратного — всего лишь от 0,5 до 3,8 *мг/час* (рис. 10 и табл. 22).

Динамика нитратного азота, как видно по рис. 10 , была противоположна динамике аммиачного азота. В фазе розетки (5 июня) аммиачный азот в корнях не был обнаружен, а содержание нитратного азота достигало максимальной за весь учетный период величины. В дальнейшем, до фазы бутонизации включительно, шло накопление аммиачного азота в корне при одновременном уменьшении содержания нитратного азота. Содержание аммиачного азота в корне в фазе бутонизации достигало максимума, нитратного — минимума. Отсюда следует вывод, что нитратный азот в корне восстанавливается. Интересно отметить, что скорость накопления аммиачного азота за весь период продолжительного баланса была значительно выше, чем скорость убыли нитратного азота. Следовательно, отмеченное нами накопление аммиачного азота в корне с 5 июня по 1 июля могло идти за счет восстановления запасов нитратного азота самих корней лишь частично.

Накопление аммиачного азота в корне в период розетка — стеблевание, когда преобладают синтетические процессы (накопление белкового азота), происходило, очевидно, в значительной мере благодаря поступлению минерального азота извне.

В период стеблевание — бутонизация интенсивное накопление аммиачного азота в корне могло идти за счет гидролиза белков.

Начиная с фазы бутонизации, содержание аммиачного азота в корне снижалось. Это сопровождалось интенсивно идущим накоплением амидного и белкового азота. В связи с этим расход углеводов на синтетические процессы в корне сильно возрос. Накопление нитратного азота в корнях в это время могло быть

следствием отставания процессов восстановления нитратов от процесса их поступления.

Изменения содержания амидного азота в корнях в первые фазы развития были незначительны. Это обстоятельство, а также низкий абсолютный уровень содержания этой формы азота в корнях являлись, очевидно, следствием постоянно идущего оттока амидного азота в надземные органы. В пользу этого предположения свидетельствует и сильное преобладание амидного азота над другими формами небелкового азота в стеблях до фазы цветения включительно: он составлял 70—80% всего небелкового азота стеблей. Некоторое накопление амидного азота в корне наблюдалось только в конце вегетации (цветение — побурение цветочных головок).

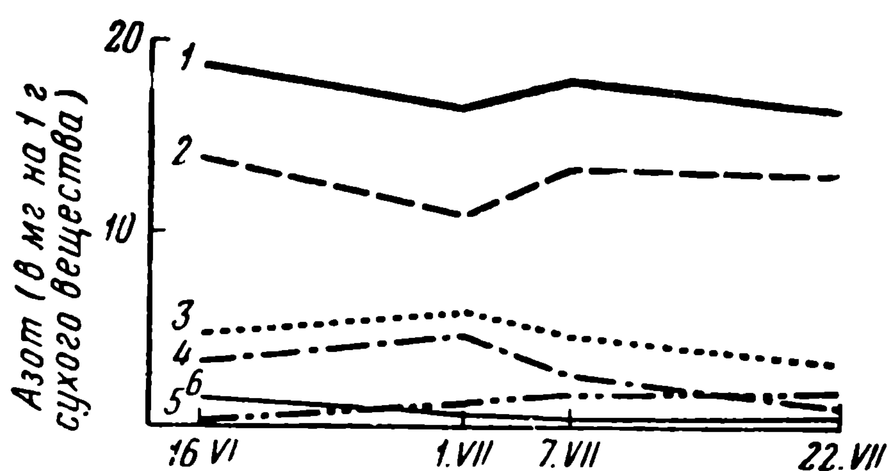


Рис. 11. Динамика азота в стеблях клевера красного:

1 — общий азот; *2* — белковый; *3* — небелковый; *4* — амидный; *5* — аммиачный, *6* — нитратный. Фазы развития: 16.VI — стеблевание; 1.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 22.VII — побурение цветочных головок

Отмеченное выше накопление в корнях клевера органического и, в частности, белкового азота в конце вегетационного периода, несомненно, связано с тем, что главный корень является органом, приспособленным для перезимовки растений.

При описании азотного обмена в корне мы не раз отмечали синтез органических азотистых веществ в самом корне. Представление о том, что корень является не только органом поглощения и передвижения веществ, но и органом синтеза и переработки органических соединений, впервые было высказано Д. А. Сабининым (1949).

Несомненно также, что в обогащении корней клевера органическим азотом большое значение имеют клубеньковые бактерии, обитающие в корнях клевера. В связи с этим отметим данные Воцака (Wozak, 1929), согласно которым в конце вегетации в корнях клевера без клубеньков содержалось 3,8% азота (в расчете на сухое вещество), а в клубеньках — 10,6%.

Динамика азота в стеблях представлена на рис. 11 и табл. 23.

Характерной особенностью динамики азота в стеблях клевера является незначительная амплитуда колебаний содержания всех форм азота.

Судя по высокому содержанию белкового азота в стеблях в фазу стеблевания — 16 июня (первая проба), в начальный период развития стеблей в них происходило интенсивное на-

Скорость изменения содержания различных
(в *мг* на 1 *г* сухого

Фаза развития	Дата взятия проб	Число дней между пробами	
			общий
Розетка стеблевание	5.VI—16.VI	11	—
Стеблевание — бутонизация	16.VI—1.VII	15	—0,13
Бутонизация — цветение	1.VII—7.VII	6	0,20
Цветение — побурение цветочных головок	7 VII—22.VII	15	—0,09

Моментный ряд динамики для этой таблицы дан на рис. 11 и в табл. 22.

Скорость изменения содержания различных
(в *мг* на 1 *г* сухого

Фаза развития	Дата взятия проб	Число дней между пробами	
			общий
Розетка—стеблевание	5. VI—16. VI	11	—0,05
Стеблевание—бутонизация	16. VI—1. VII	15	0,42
Бутонизация—цветение .	1. VII—7. VII	6	—0,32
Цветение—побурение цветочных головок .	7. VII—22. VII	15	—0,16

* Моментный ряд динамики для этой таблицы дан на рис. 12 и в табл. 22.

копление белков. Содержание белкового азота в стеблях в это время было максимальным. Во вторую половину стеблевания и в фазе бутонизации в стеблях наблюдался отрицательный баланс общего и белкового азота. Идущее параллельно с этим накопление амидного и аммиачного азота свидетельствует об усилении процессов гидролиза белков стеблей в этот период, что явилось результатом мобилизации запасного азота стеблей на интенсивно идущие процессы формирования цветочных головок.

Начиная с фазы цветения, в стеблях наблюдается тенденция к уменьшению количества белкового азота.

Содержание минерального азота в стеблях, как показывает рис. 11, ничтожно. Особенно мало количество нитратного азота, к концу вегетации оно почти сходит на нет. Содержание

форм азота в стеблях клевера красного
вещества за сутки)

Азот					
белковый	небелковый				
	общее количество	аммиачный	нитратный	амидный	азот кислот и оснований
—	—	—	—	—	—
—0,20	0,06	0,03	- 0,06	0,08	0,03
0,39	—0,19	0,09	0,03	—0,31	0,01
—0,09	0,08	0,02	—0,02	—0,13	0,05

Таблица 24

форм азота в листьях клевера красного
вещества за сутки)

Азот					
белковый	небелковый				
	общее количество	аммиачный	нитратный	амидный	азот кислот и оснований
0,17	—0,22	0,09	—0,07	0,37	0,71
0,27	0,15	—0,04	—0,03	0,08	0,13
—0,01	—0,31	0,33	0,03	—0,22	0,44
—0,16	—0,01	—0,12	0,02	0,18	0,00

аммиачного азота, напротив, к концу вегетации увеличивается. Вероятнее всего, что последнее обстоятельство связано с гидролитическим распадом белков стебля в конце учетного периода.

Динамика азота в листьях представлена на рис. 12 и в табл. 20 и 24.

Азотный обмен листьев характеризовался наличием двух резко противоположных по направленности периодов: в течение фаз розетки, стеблевания и бутонизации шло накопление белковых веществ, во вторую половину вегетационного периода содержание белкового азота в листьях снижалось. Поскольку белковый азот составляет основную массу всего азота листьев, его динамика в значительной мере определяет динамику общего азота. Однако полного параллелизма в изменениях белкового и общего азота нет. В период розетка — стеблевание накоп-

ление белкового азота сопровождалось уменьшением содержания небелкового. Интенсивная убыль небелкового азота в этот период объясняется использованием его на синтез белков и оттоком в форме аминокислот к местам интенсивно протекающих процессов новообразования.

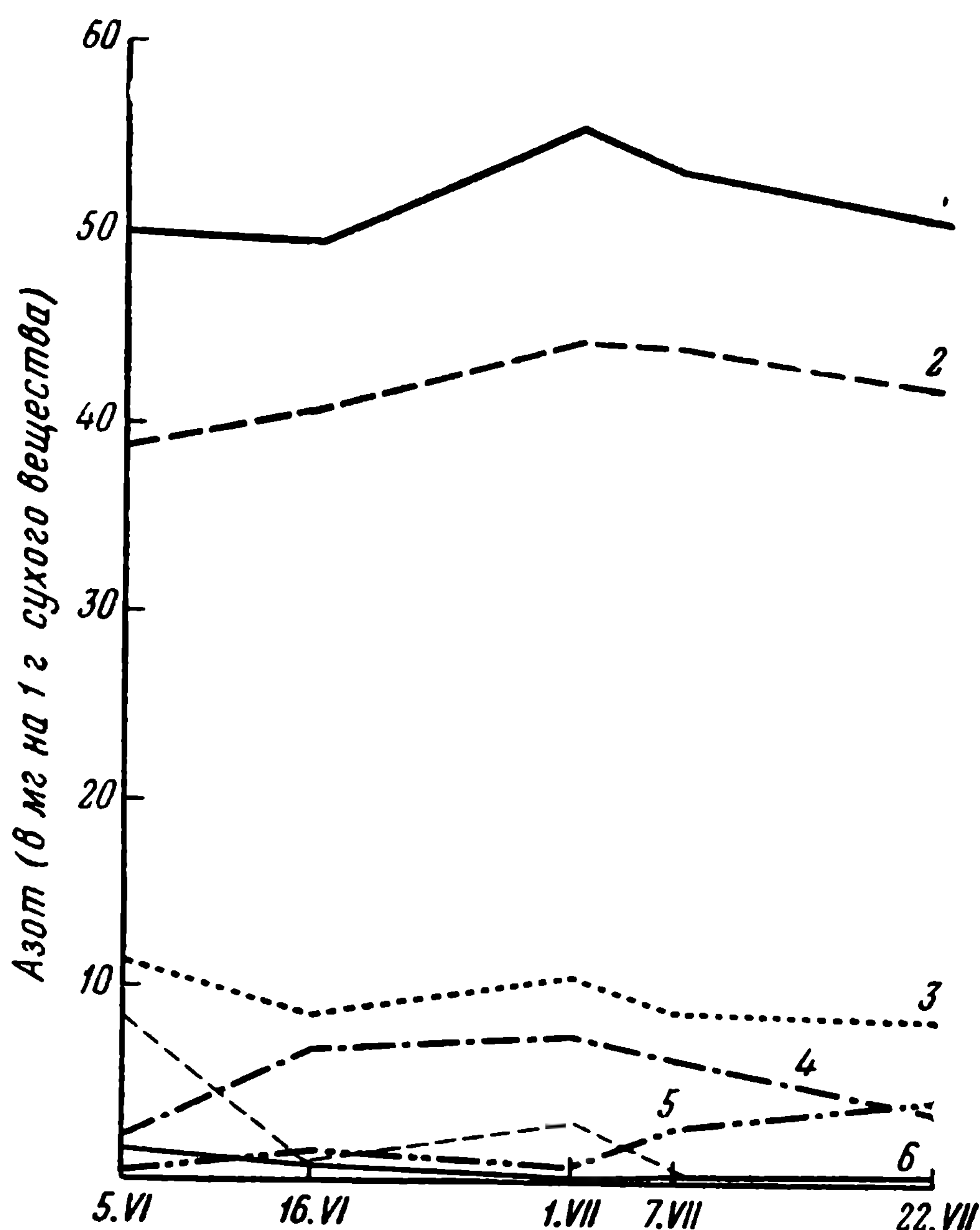


Рис. 12. Динамика азота в листьях клевера красного:
1 — общий азот; 2 — белковый; 3 — небелковый; 4 — амидный; 6 — аммиачный; 6 — нитратный; штриховая линия — азот кислот и оснований. Фазы развития: 5.VI — розетка; 16.VI — стеблевание; 1.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 22.VII — побурение цветочных головок.

В период стеблевание — бутонизация скорость накопления белкового азота в листьях возросла с 0,17 до 0,27 *мг* на 1 *г* сухого вещества в сутки. Скорость накопления небелкового азота значительно уступала таковой белкового.

Отрицательный азотный баланс в листьях в фазу бутонизации, несомненно, связан с переходом растений к периоду репродукции и мобилизацией запасных питательных веществ листьев. Как показывают данные табл. 24, скорость убыли небелкового азота вначале была значительно (в 30 раз) выше таковой белкового. В период цветение — побурение цветочных головок положение изменилось. Отсюда следует, что в первую очередь был использован небелковый азот листьев, а потом уже белковый.

Преобладающей формой небелкового азота в листьях является амидный азот. Динамика его аналогична динамике белкового азота. Наиболее интенсивное накопление амидного азота происходило в ранний период развития листьев,

в дальнейшем оно замедлялось. Уменьшение скорости накопления этой формы азота в листьях сопровождалось увеличением скорости накопления белкового азота. Уменьшение содержания амидного азота к концу учетного периода связано, очевидно, с усилением оттока питательных веществ из листьев.

Содержание минерального азота в листьях ничтожно. Особенно мало в них нитратного азота. Его значительно меньше, чем в корнях. Наибольшее содержание этой формы азота в листьях отмечено в фазе розетки, наименьшее— в фазе бутонизации, вообще же амплитуда колебаний количеств нитратного азота очень невелика.

Содержание аммиачного азота в листьях клевера несколько выше, чем нитратного, и с возрастом увеличивается, что связано, очевидно, с гидролитическим распадом белков.

Динамика азотного обмена в головках клевера красного представлена на рис. 13 и в табл. 25.

Характерной чертой обмена является убыль азота в головках в фазе цветения. Как показывают расчеты (табл. 17 и 26), содержание азота во всей массе головок за период бутонизация—цветение возросло в 5,5 раза, а сухой вес их за этот же промежуток времени увеличился почти в 9 раз. Следствием этого является обеднение сухой массы головок азотом. Даже при пересчете на первоначальное количество сухого вещества показатели остаются такими же низкими.

В период цветение — побурение головок содержание азота в них резко возросло. Одновременно с накоплением белкового азота в головках увеличилось и содержание небелкового азота. Характерно накопление органических форм небелкового азота — амидного и

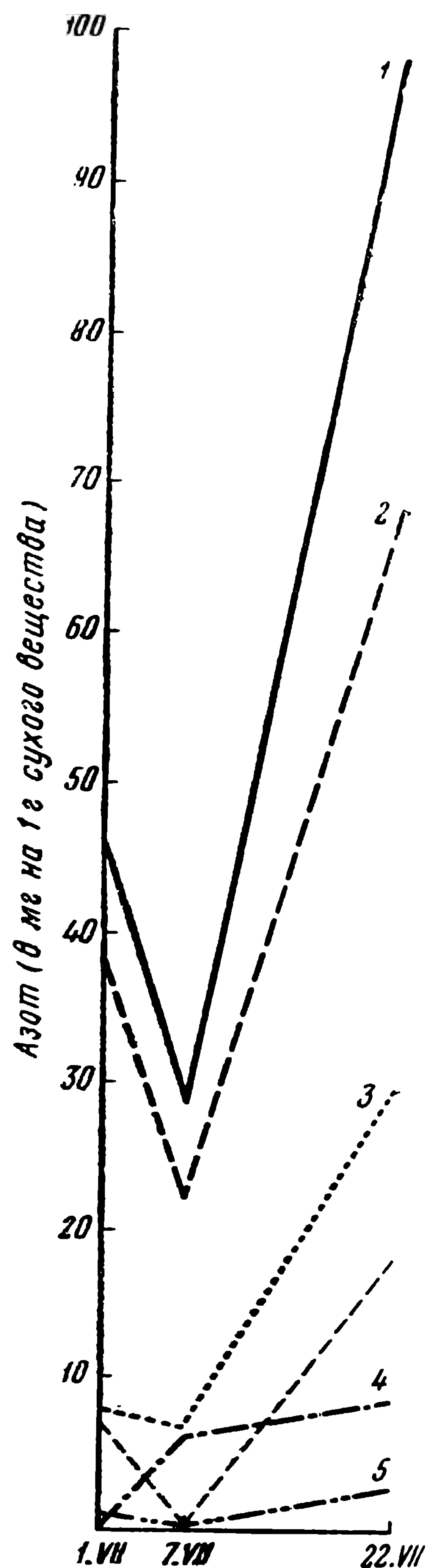


Рис. 13. Динамика азота в головках клевера красного:

1 — общий азот; *2* — белковый; *3* — небелковый, *4* — амидный; *5* — аммиачный; штриховая линия — азот кислот и оснований.

Фазы развития: 1.VII бутонизация; 7.VII — цветение; 22.VII — побурение цветочных головок.

Скорость изменения содержания различных форм
(в *мг* на 1 *г* сухого

Фаза развития	Дата взятия проб	Число дней между пробами	общий
Розетка—стеблевание	5. VI—16. VI	11	—
Стеблевание—бутонизация	16. VI—1. VII	15	—
Бутонизация—цветение	1. VII—7. VII	6	—2,93
Цветение—побурение цветочных головок .	7. VII—22. VII	15	4,62

* Моментный ряд динамики к этой таблице дан на рис. 12.

Накопление органической массы

Фаза развития растений	Дата взятия проб	Все растение		Кор
		сырая масса	сухая масса	сырая масса
Розетка .	5.VI	5,19	0,91	2,20
Стеблевание .	16.VI	10,42	1,45	4,53
Бутонизация	1.VII	34,09	5,63	11,28
Цветение	7.VII	53,04	9,49	13,06

остаточного (азот аминокислот и оснований) с явным преобладанием второго. Параллельно увеличилось и содержание аммиачного азота. Совокупность всех этих изменений дает основание предположить, что в фазе побурения цветных головок идет синтез запасных белков в семенах. Одновременное накопление азота аминокислот, оснований и азота аммиака показывает, что в созревающих семенах идут процессы дезаминирования, переаминирования и аминирования, т. е. процессы, направленные на создание определенного, специфичного для семян клевера аминокислотного состава белков.

3. АЗОТНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЙ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

В полевых условиях (опыт 1954 г. в колхозе «Борьба» Лаишевского района Татарской АССР) выявились такие же

Таблица

азота в головках клевера красного
вещества за сутки) *

Азот					
белковый	небелковый				
	общее количество	аммиачный	нитратный	амидный	азот кислот и оснований
—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—
—2,69	—0,24	—0,11	—0,01	—1,00	+1,14
3,06	1,54	0,16	—0,00	+0,18	+1,21

Таблица 26

растением клевера красного (*в г*)

ни	Стебли		Листья		Головки	
сухая масса	сырая масса	сухая масса	сырая масса	сухая масса	сырая масса	сухая масса
0,26	—	—	2,99	0,65	—	—
0,36	1,51	0,30	4,38	0,78	—	—
1,00	9,09	2,11	12,11	2,38	0,76	0,14
1,20	17,70	4,01	15,40	3,04	6,88	1,24

закономерности динамики азотсодержащих соединений в различных органах клевера красного, как и в вегетационном опыте 1953 г.: в головках и корнях к концу вегетационного периода накапливаются соединения азота, а в листьях, начиная с фазы бутонизации, содержание азота снижается (рис. 14).

Такое накопление азота в стеблях (13—29 июля), какое не наблюдалось в вегетационном опыте 1953 г., вероятно, было связано с последействием засухи (засуха наблюдалась с 28 июня по 12 июля — см. табл. I в приложении). Накопление белкового азота отмечалось в указанный период и в листьях.

В условиях лета 1954 г. в полевых опытах наиболее богатыми азотистыми соединениями оказались листья и корни, наиболее бедными — стебли. В 1954 г. были получены данные о направлении азотного обмена в начальный период вегета-

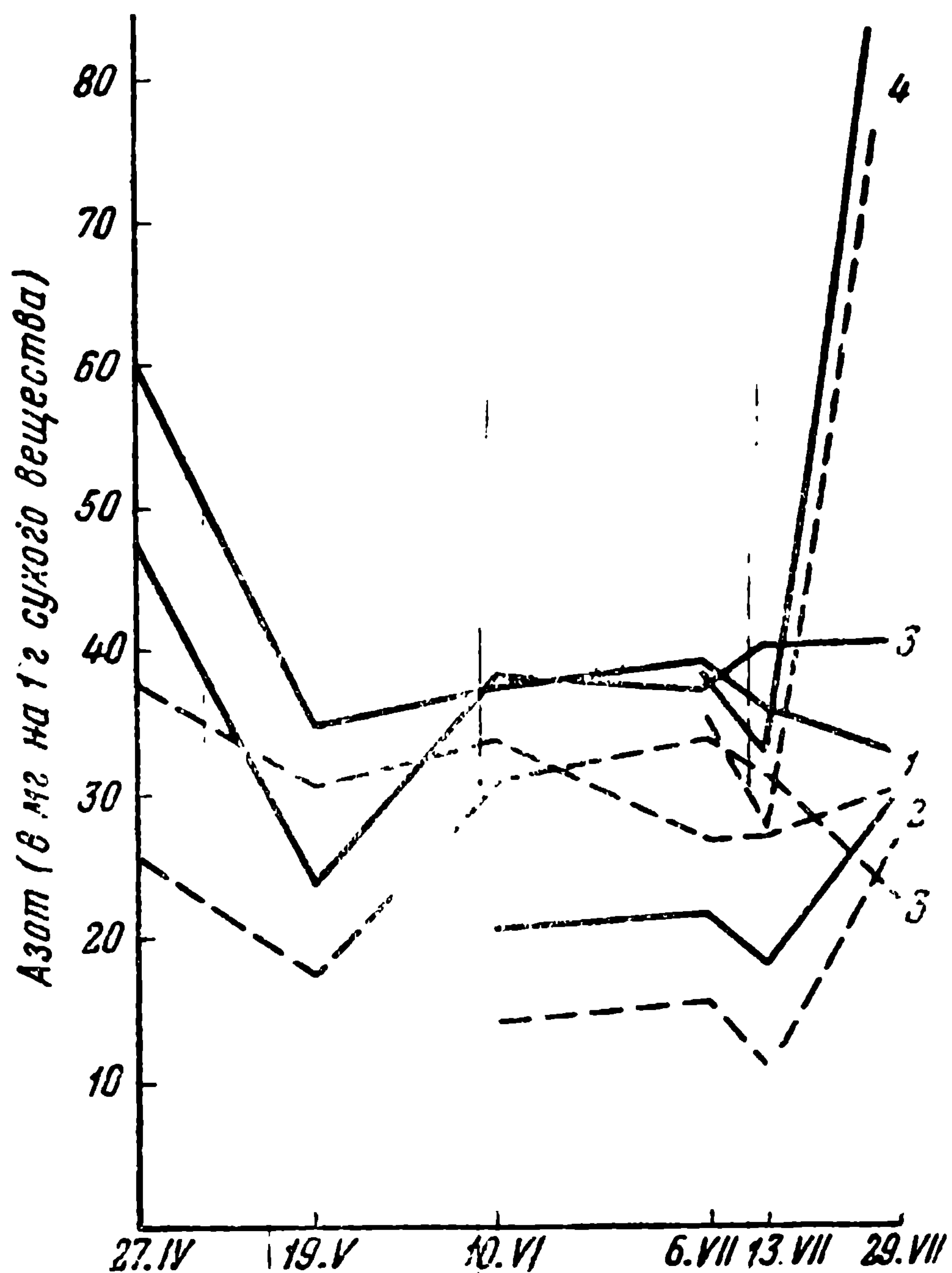


Рис. 14. Динамика азота в корнях, стеблях, листьях и головках клевера красного второго года жизни (1954 г.):

1 — листья; *2* — стебли; *3* — корни; *4* — головки; сплошные линии — общий азот; штриховые линии — белковый азот.

Фазы развития: 27.IV — весеннее отрастание растений; 19.V — розетка; 10.VI — стеблевание; 6.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 29.VII — побурение цветочных головок.

Влияние подкормок и полива на динамику
(в *мг* на 1 *г* су

Фаза развития	Дата взятия проб	Контроль			Контроль
					Аз
		общий	белковый	небелковый	общий
Розетка .	8 V	36,40	35,80	0,60	36,40
Стеблевание .	16.VI	42,60	42,40	0,20	42,60
		Полив			
Бутонизация	14.VII	48,55	44,70	3,85	46,33
Цветение	28.VII	61,29	60,30	0,99	54,22
Побурение головок .	8.VIII	48,86	46,08	2,79	48,10

ции — фазе весеннего отрастания после укоса (рис. 14). В это время было отмечено максимальное за весь вегетационный период содержание общего и белкового азота в единице постоянного сухого вещества и листьев, и корней.

Переход к фазе розетки сопровождался резким снижением содержания азота в этих органах. Однако причины этого снижения в листьях и корнях были различны. Масса листьев за этот период сильно возросла, а содержание азота увеличилось в меньшей степени. Уменьшение относительного содержания азота в корнях было связано с оттоком в надземные органы.

Неодинаковые скорости накопления сухого вещества и азота в листьях в 1953 и 1954 гг. обусловили различие динамики азотсодержащих веществ в листьях за период розетка — стеблевание. Убыль относительного содержания азота в листьях клевера в 1953 г. за указанное время сопровождалась интенсивным накоплением сухой массы (за период с 5 июня по 1 июля она увеличилась с 0,65 до 2,38 *г*), а накопление азота в листьях клевера в 1954 г.— слабым накоплением сухого вещества (с 19 мая по 6 июля оно возросло с 0,44 до 0,97 *г*). Различие скоростей накопления сухого вещества листьев в полевых условиях и вегетационном опыте объясняется различными условиями влажности почвы.

Особенностью динамики азотистых соединений в листьях клевера второго года жизни в полевых опытах 1952 и 1955 гг. был сдвиг максимума в содержании общего и белкового азота в листьях с фазы бутонизации на фазу цветения. Сопоставление данных по влажности почвы (см. табл. IV в приложении) и данных по содержанию азота в листьях показывает, что максимум содержания азота в листьях совпадал с периодом недостаточного водоснабжения растений во второй декаде июля 1955 г. (табл. 27).

Таблица 27

азота в листьях клевера красного
хого вещества)
(1955 г.)

+ полив		$P_6K_6 + B_2$			$P_6K_6 + B_2$ + полив		
от							
белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый
35,80	0,60	39,40	38,40	1,00	39,40	38,40	1,00
42,40	0,20	46,90	45,90	1,00	46,90	45,90	1,00
44,40	1,93	47,98	45,50	2,48	48,60	46,85	1,75
52,37	1,83	55,78	54,95	0,83	55,07	54,85	0,22
47,21	0,82	58,09	55,83	2,26	51,55	49,47	2,08

Это дает основание предположить, что повышенное содержание азота в листьях в засушливый период обусловлено замедленным использованием азота в связи с сильным подавлением засухой ростовых процессов.

В пользу такого толкования влияния недостаточного увлажнения на содержание азота в листьях свидетельствуют данные полевого опыта 1955 г. (проведенного в том же колхозе), когда был произведен полив, который снизил как относительное содержание азота в листьях, так и скорость его накопления в них за период бутонизация — цветение. Динамика азотсодержащих соединений в головках клевера в полевых условиях не отличается от этой динамики в вегетационном опыте (см. рис. 13, 14).

4. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА АЗОТНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО

Данные о влиянии подкормок РК и РК+В на азотный обмен листьев клевера красного второго года жизни в полевом опыте 1955 г., проведенном в колхозе «Путь к коммунизму» на коричнево-серой почве, приведены в табл. 28. Обнаружилось, что подкормки повысили содержание азотистых соединений в листьях на всем протяжении вегетационного периода. Вместе с тем подкормка вызвала более мощное развитие всей вегетативной массы растений клевера: масса одного растения контрольного варианта в начале бутонизации равнялась 55,23 *г*; растения, подкормленного $P_{60}K_{60}$ — 96,16 *г*, подкормленного $P_{60}K_{60}+B_2$ — 117,8 *г*. Повышенное накопление сухого вещества во всем растении и в листьях указывает на то, что подкормка стимулировала как синтез органических веществ, так и их отток из листьев в другие органы.

Влияние подкормок на динамику
(в *мг* на 1 *г* су

Фаза развития	Дата взятия проб	Контроль		
		А		
		общий	белковый	небелковый
Стеблевание	9.VI	36,80	33,20	3,60
Бутонизация	28.VI	62,55	61,98	0,57
Цветение	19.VII	56,47	53,74	2,73
Побурение цветочных головок .	12.VIII	48,80	4 ,67	1,13

В опыте того же года, проведенном в колхозе «Борьба» на серой лесной почве, подкормка РК+В увеличила содержание общего и белкового азота в листьях в первую половину вегетационного периода. Со временем эта разница в содержании азота в листьях подкормленных и контрольных растений уменьшилась, а в фазы бутонизации и цветения количество общего и белкового азота в листьях клевера, получившего подкормку $P_{60}K_{60}+B_2$, стало ниже, чем в листьях контрольных растений (табл. 27). Это объясняется влиянием бора, стимулирующим отток азотистых соединений. Доказательством лучшего оттока этих веществ из листьев и более полной обеспеченности ими головок растений, подкормленных $P_{60}K_{60}$ с бором, является повышенный урожай семян клевера этого варианта опыта: 1,6 *ц* против 0,94 *ц* в контроле.

Полив, проведенный в фазе бутонизации растений, снизил содержание общего и белкового азота в листьях контрольных растений на всем протяжении вегетационного периода, начиная с фазы бутонизации, что было связано с более интенсивным оттоком азотистых соединений из листьев политых растений.

На удобренном фоне содержание общего и белкового азота непосредственно после полива несколько повысилось, однако в последующий период (фазы цветения и побурения цветочных головок) количество указанных веществ в листьях политых растений оказалось ниже, чем в неполитых.

Указанные изменения в динамике азотистых соединений в листьях подкормленного клевера под влиянием полива объясняются усилением синтеза и оттока азотсодержащих веществ.

Таблица 28

азота в листьях клевера красного
ого вещества) (1955 г.)

$P_{60}K_{60}$			$P_{60}K_{60}+B_2$		
общий	белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый
43,90	43,90	—	46,60	45,20	1,40
67,90	64,88	3,02	65,80	62,11	2,69
65,87	62,46	3,41	70,82	67,92	2,90
54,24	51,45	2,79	61,02	49,20	1,82

Таблица 29

Влияние бора на динамику азота в листьях красного клевера второго года жизни

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)
1952 г.

Фаза развития	Дата взятия проб	$N_{45}P_{60}K_{60}$			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$		
		Азот					
		общий	белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый
Розетка	3.VI	43,8	42,0	1,8	46,0	42,5	3,5
Стеблевание	17.VI	51,9	48,8	3,1	60,0	50,0	10,0
Бутонизация	2.VII	61,7	56,2	5,5	58,9	51,3	7,6
Цветение	9.VII	69,1	60,0	9,1	68,9	56,4	12,8
Побурение цветочных головок	23.VII	70,9	59,0	10,9	64,7	54,2	10,5

Стимулирующее влияние бора на синтез азотистых соединений в листьях и их отток отчетливо проявилось и в полевом опыте 1952 г. в том же колхозе «Борьба» (табл. 29 и 30).

Таблица 30

Влияние бора на динамику азота в головках красного клевера второго года жизни

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)
1952 г.

Фаза развития	Дата взятия проб	$N_{45}P_{60}K_{60}$			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$		
		Азот					
		общий	белковый	небелковый	общий	белковый	небелковый
Бутонизация	2.VII	40,4	34,6	5,8	41,3	34,7	6,6
Цветение	9.VII	27,4	22,2	5,2	31,6	24,4	6,2
Побурение цветочных головок	23.VII	34,3	28,0	6,3	60,0	47,1	12,9

Влияние подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ на азотный обмен листьев и головок клевера третьего года жизни изучалось в полевом опыте 1950 г. на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института (табл. 31).

Табл. 31 показывает, что подкормки повысили содержание общего и белкового азота в листьях клевера красного. Увеличение содержания азотистых соединений в головках клевера, по-

лучившего подкормки, свидетельствует о лучшем оттоке азота из листьев подкормленного клевера. Наибольшее действие на азотный обмен листьев и головок клевера, как видно из табл. 31, оказала подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$.

Таблица 31

Влияние подкормок на динамику азота в листьях и головках клевера красного третьего года жизни

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)

1950 г.

Исследуемый орган	Дата взятия проб	Фаза развития	Вариант опыта	Азот	
				общий	белковый
Листья	26.V	Розетка	Контроль	37,2	35,0
			$N_{45}P_{60}K_{60}$	38,4	37,0
			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	40,8	37,5
»	13.VI	Стеблевание	Контроль	33,2	32,7
			$N_{45}P_{60}K_{60}$	49,4	44,5
			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	49,8	48,4
»	22.VI	Бутонизация	Контроль	50,8	49,8
			$N_{45}P_{60}K_{60}$	63,3	60,5
			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	63,3	59,4
»	3.VII	Начало цветения	Контроль	55,7	49,4
			$N_{45}P_{60}K_{60}$	69,2	68,2
			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	76,2	63,4
Головки	26.VII	Фаза побурения цветочных головок	Контроль	37,5	35,0
			$N_{45}P_{60}K_{60}$	40,0	32,1
			$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	54,5	42,8

Данные о стимулирующем влиянии бора на синтез и отток азотистых соединений в листьях клевера были опубликованы нами ранее (Старцева и Васильева, 1956).

Остановимся на вопросе распределения соединений азота по растению в ходе развития клевера красного.

Азотный обмен, как известно, связан с образованием белковых веществ. Динамика белкового азота складывается из периодов положительного и отрицательного баланса во всех органах клевера красного, однако время смещения баланса неодинаково и зависит от биологической роли отдельных органов растения.

Сопоставление азотного обмена разных органов клевера красного показывает, что у этого растения можно выделить две группы органов, существенно отличающихся по динамике азота.

Первую группу составляют листья и стебли, существование которых ограничивается одним вегетационным периодом. Характерная особенность динамики азота этой группы органов растения — интенсивное накопление его в первую половину вегетационного периода. Максимум содержания азота в этих органах отмечается или в середине вегетационного периода, как у листьев, или в начале этого периода, как у стеблей.

Вторая группа органов — корни и головки — отличается интенсивным накоплением азота в конце вегетации. Накопление азота в корнях клевера, многолетнего растения, имеет огромное значение. Определенный уровень запаса азотсодержащих веществ в корне обеспечивает успешное отрастание клевера весной. Кроме того, накопление белкового азота изменяет коллоидно-химическое состояние протоплазмы и способствует лучшей перезимовке растения. Значение накопления азота в семенах общеизвестно.

ВЫВОДЫ

1. Одной из особенностей азотного обмена клевера красного является значительно более высокое содержание азота в листьях, по сравнению с его содержанием в листьях других культур, например зерновых.

2. Бо́льшая часть всего азотного запаса растения клевера красного сосредоточена в листьях (69—48%), затем в корнях, стеблях и головках.

3. У клевера красного можно выделить две группы органов, существенно отличающихся по динамике азота. Первую группу составляют листья и стебли. Характерной особенностью динамики азота этих органов является интенсивное накопление азотсодержащих соединений в первую половину вегетационного периода и убыль их в конце вегетации. Вторая группа органов — корни и головки — отличается интенсивным накоплением азота в конце вегетации. Накопление азота в корнях клевера, многолетнего растения, биологически целесообразно, поскольку определенный запас азотсодержащих веществ обеспечивает нормальную перезимовку и успешное отрастание растений весной. Накопление азота в головках определяет возможность нормального развития семян.

4. Подкормки $P_{60}K_{60}$;$N_{45}P_{60}K_{60}$;$P_{60}K_{60}+B_2$;$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$, вносимые поверхностно по отрастающему клеверу красному

второго года жизни, усиливают процессы синтеза белковых веществ в листьях, а также способствуют их оттоку в развивающиеся головки, о чем свидетельствует повышенное содержание азотсодержащих веществ в головках подкормленных растений. Полив также усиливает процессы синтеза и оттока белковых веществ.

5. Покровные культуры уменьшают поступление азота в листья и снижают интенсивность синтеза в них белков.

6. Корень клевера должен рассматриваться как орган синтеза азотистых органических веществ.

ГЛАВА III

ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО

1. ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПРИ ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

(вегетационный опыт 1953 г.)

В литературе нам не удалось найти сколько-нибудь систематических данных по фосфорному обмену клевера красного. Имеются данные по содержанию P_2O_5 в разных частях клеверного растения. Приведем данные, заимствованные из статьи М. И. Смирновой и М. М. Кургатникова (1938). В ней приве-

Содержание разных фракций фосфора

Фаза развития	Дата взятия проб	Сухой вес целого растения (в *г*)	Общий фосфор (в *мг*)	Минеральный фосфор	
				мг	% к общему фосфору
Розетка	5.VI	0,73	0,871	0,459	52,7
Стеблевание	16.VI	1,45	8,421	1,416	16,8
Бутонизация	1.VII	6,80	41,250	10,103	24,5
Цветение	7.VII	9,66	60,825	11,710	19,3
Побурение цветочных головок	22.VII		70,347	21,802	30,9

дены следующие данные содержания P_2O_5 в 100 частях чистой золы клевера красного:

Все растение	—11,4
Стебли	—11,5
Черешки	—11,6
Листья	—8,9
Цветки	—18,7
Семена	—41,9

Эти данные относятся к фазе цветения клевера второго года жизни.

В своих исследованиях мы старались провести дробный учет фосфора разных соединений и проследить их динамику в отдельных органах клеверного растения. В нашей работе содержание фосфора различных соединений дается в пересчете на P_2O_5. Фракционирование фосфорных соединений проводилось по А. В. Соколову (1950), определение P_2O_5 — колориметрическим методом посредством электрофотоколориметра типа ФЭК-М.

Остановимся прежде всего на рассмотрении фосфорного обмена в разных органах клевера красного при оптимальном увлажнении (вегетационный опыт 1953 г.) — табл. 32.

Табл. 32 показывает, что вместе с увеличением сухой массы в растении возрастало содержание всех фракций фосфорных соединений. Доля неорганического минерального фосфора (в процентах к общему его содержанию в растении) по мере

Таблица 32

в целом растении клевера красного

Органический фосфор							
общее количество		фосфор фосфатидов		кислоторастворимый		фосфор нуклеопротеидов	
мг	% к общему фосфору	*мг*	% к общему фосфору		% к общему фосфору	*мг*	% к общему фосфору
0,412	47,3	—	—	—	—	—	—
7,000	83,2	1,784	21,2	0,842	10,0	4,376	52,5
31,147	75,5	6,935	16,9	4,961	12,0	15,177	36,8
49,115	80,8	22,397	36,8	8,679	14,3	18,043	29,6
48,545	69,1	15,618	22,2	18,568	26,4	14,359	20,5

растении клевера понижались. В фазе розетки количество минерального фосфора даже несколько превышало содержание органического. В дальнейшем соотношение между минеральным фосфором и органическими его соединениями изменилось в пользу последних.

Отмечаемое с фазы стеблевания преобладание содержания органического фосфора в растениях обусловлено, по мнению А. Н. Нижарадзе (1946), повышением синтетической

Таблица 33

Скорость накопления различных фракций фосфора целым растением клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения
(в *мг* за сутки)

Период развития	Число дней между пробами	Фосфор						Скорость накопления сухой массы
		общий	минеральный	органический				
				общее количество	фосфор фосфатидов	кислотно-растворимый фосфор	фосфор нуклеопротеидов	
Розетка — стеблевание	11	0,686	0,087	0,599	0,124	—	—	0,065
Стеблевание — бутонизация	15	2,188	0,640	1,609	0,347	0,274	0,720	0,356
Бутонизация — цветение	6	3,260	0,267	2,978	2,568	0,619	0,478	0,478
Цветение — побурение цветочных головок	15	+0,635	+0,673	−0,038	−0,452	+0,659	−0,245	—

активности ферментов и усилением интенсивности ростовых процессов. Скорость накопления отдельных соединений фосфора целым растением показана в табл. 33.

Табл. 33 показывает, что поступление фосфора в растение шло с возрастающей скоростью до фазы цветения. Максимальная скорость накопления фосфора наблюдалась в период бутонизация — цветение. В течение всего периода исследования происходило интенсивное усвоение минерального фосфора. Это свидетельствует о том, что клевер длительное время нуждается в поступлении фосфора извне.

По богатству фосфором органы клевера, как видно из табл. 34, можно расположить в такой убывающий ряд: листья — стебли — головки — корни.

В табл. 35 дана динамика содержания соединений фосфора в органах клеверного растения в пересчете на 1 *г* сухого вещества (по способу В. Н. Любименко).

Рис. 15 и табл. 36 показывают, что по мере развития растений корни клевера обогащались фосфором. Начиная с фа-

Таблица 34

Динамика содержания разных фракций фосфорных соединений клевера красного во всем сухом веществе органа

(в *мг*)

Фаза развития	Дата взятия проб	Фосфор в массе			
		листьев	корней	стеблей	головок
Общий фосфор					
Розетка	5.VI	0,871	—	—	—
Стеблевание	16.VI	4,296	1,749	2,367	—
Бутонизация	1.VII	14,197	5,769	13,153	8,131
Цветение	7.VII	24,657	7,341	—	10,950
Побурение цветочных головок	22.VII	23,008	11,125	19,087	17,127
Неорганический фосфор					
Розетка	5.VI	0,316	0,143	—	—
Стеблевание	16.VI	0,661	0,312	0,443	—
Бутонизация	1.VII	2,055	0,179	2,103	5,771
Цветение .	7.VII	0,430	3,048	5,400	2,832
Побурение цветочных головок	22.VII	0,778	5,644	11,765	3,615
Фосфатиды					
Розетка	5.VI	0,277	0,144	—	—
Стеблевание	16.VI	1,036	0,399	0,409	—
Бутонизация	1.VII	3,138	1,627	2,210	—
Цветение	7.VII	9,193	1,756	5,926	5,522
Побурение цветочных головок	22.VII	6,633	0,377	4,431	4,177
Органический кислоторастворимый фосфор					
Розетка	5.VI	—	—	—	—
Стеблевание	16.VI	0.525	—	0,317	—
Бутонизация	1.VII	2,949	1,667	2,012	—
Цветение	7.VII	5,763	0,557	1,565	0,791
Побурение цветочных головок	22.VII	9,797	3,023	2,891	2,857
Нуклеопротеиды					
Розетка	5.VI	—	—	—	
Стеблевание	16.VI	2,072	1,097	1,207	
Бутонизация	1.VII	6,054	2,296	6,827	
Цветение	7 VII	9,272	1,979	4,987	1,[illegible]
Побурение цветочных головок	22.VII	5,800	2,081		0,478

Таблица 35

Моментный ряд динамики содержания разных фракций фосфорных соединений в органах клевера красного

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)

Фаза развития	Дата взятия проб	Корни	Листья	Стебли	Цветочные головки
		Общий фосфор			
Розетка	5.VI	—	3,350	—	—
Стеблевание	16.VI	4,831	6,185	7,842	—
Бутонизация	1,VII	6,396	7,360	6,586	5,970
Цветение	7.VII	6,667	10,045	5,029	8,500
Побурение цветочных головок	22.VII	9,270	7,542	4,760	13,812
		Неорганический фосфор			
Розетка	5.VI	—	0,665	—	—
Стеблевание	16.VI	0,863	0,952	1,461	—
Бутонизация	1.VII	0,198	1,065	1,053	4,237
Цветение	7.VII	2,768	0,175	1,519	2,198
Побурение цветочных головок	22.VII	4,703	0,229	2,934	2,915
		Фосфатиды			
Розетка	5.VI	—	0,583	—	—
Стеблевание	16.VI	0,938	1,492	1,351	—
Бутонизация	1.VII	1,803	1,628	1,106	—
Цветение	7.VII	1,594	3,746	1,667	4,287
Побурение цветочных головок	22.VII	0,314	1,182	1,105	3,369
		Органический кислоторастворимый фосфор			
Розетка	5.VI	—	—	—	—
Стеблевание	16.VI	—	0,757	1,046	—
Бутонизация	1.VII	1,848	1,529	1,007	—
Цветение	7.VII	0,517	2,349	0,441	0,614
Побурение цветочных головок	22.VII	2,519	3,223	0,721	2,304
		Нуклеопротеиды			
Розетка	5.VI	—	—	—	—
Стеблевание	16.VI	3,030	2,984	3,984	—
Бутонизация	1.VII	2,547	3,139	3,420	—
Цветение	7.VII	1,788	3,776	1,402	1,401
Побурение цветочных головок	22.VII	1,734	1,908	—	5,224

Фаза развития	Дата взятия проб	Корни	Листья	Стебли	Цветочные головки
Общее количество органического фосфора					
Розетка	5.VI	—	2,685	—	—
Стеблевание	16.VI	3,986	5,233	6,381	—
Бутонизация	1.VII	6,198	6,295	5,533	1,733
Цветение	7.VII	3,899	9,870	3,510	6,302
Побурение цветочных головок	22.VII	4,567	7,313	1,826	10,897

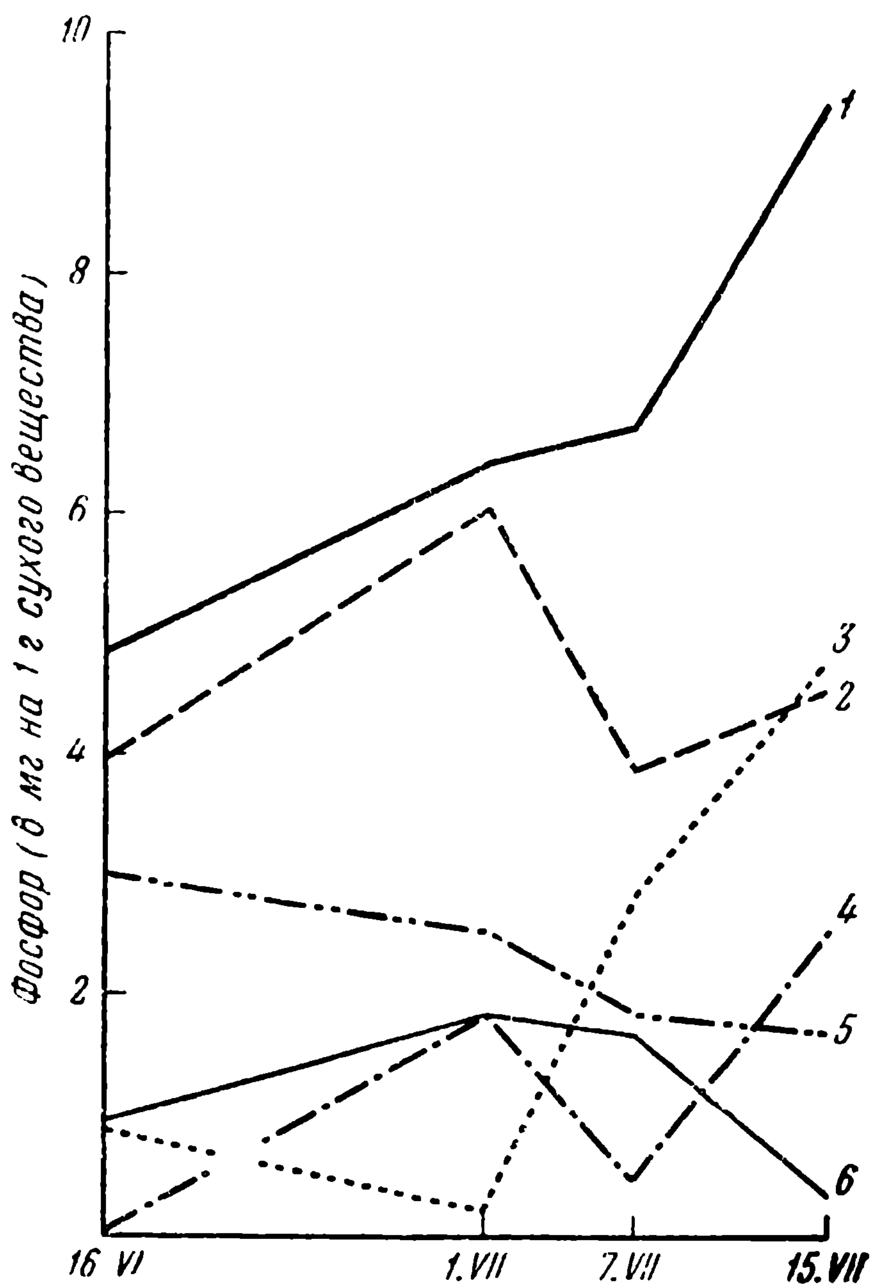


Рис. 15. Динамика фосфора в корнях клевера красного:

1 — общий фосфор; *2* — органический; *3* — минеральный, *4* — кислотнорастворимый; *5* — фосфор фосфатидов; *6* — фосфор нуклеопротеидов.

Фазы развития: 16.VI — стеблевание; 1.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 15.VII — побурение цветочных головок.

зы стеблевания, в корнях преобладал органический фосфор: 62,7% всего фосфора корней приходилось на нуклеопротеиды и 19,4% — на фосфатиды.

В период стеблевание — бутонизация в корнях происходило дальнейшее накопление фосфорорганических соединений, в основном фосфатидов и кислотнорастворимого фосфора. Накопление этих фракций сопровождалось некоторой убылью содержания нуклеопротеидов и минерального фосфора. В это время в листьях наблюдался положительный баланс всех фосфорных соединений, включая и минеральные фосфаты (см. табл. 39).

Таблица 36

Скорость изменения содержания разных фракций фосфора в корнях клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки) *

Период развития	Число дней между пробами	Фосфор					
		общий	минеральный	органический			
				общее количество	фосфор фосфатидов	кислотнорастворимый	фосфор нуклеопротеидов
Стеблевание — бутонизация (с 16.VI по 1.VII)	15	0,104	—0,044	0,147	0,058	0,123	—0,032
Бутонизация — цветение (с 1. VII по 7. VII)	6	0,045	0,428	—0,383	—0,035	—0,222	—0,126
Цветение — побурение цветочных головок (с 7.VII по 22.VII)	15	0,177	0,129	0,048	—0,092	0,133	—0,003

Моментный ряд динамики дан в табл. 35.

Эти данные указывают на то, что в указанный период происходило интенсивное поглощение минеральных фосфатов из почвы, их переработка и транспортировка в надземные органы.

За время бутонизация — цветение растений в корнях наблюдалось резкое уменьшение содержания органического фосфора при продолжающемся накоплении общего. Увеличение содержания минерального фосфора в корнях в этот период шло благодаря поступлению его извне. Приведенные данные указывают на некоторое снижение синтетической активности в корне и о возможной транспортировке фосфорных соединений из корня в надземные органы. Отметим, что в указанный период положительный баланс органических соединений фосфора наблюдался в листьях и цветочных головках. Растение подготовлялось к репродукции.

Период цветение — побурение головок клевера характеризовался накоплением в корнях водорастворимых фосфорных соединений (минерального фосфора, гексозо- и глицерофосфатов) и уменьшением содержания более стабильных соединений фосфора (фосфатидов, нуклеопротеидов). Содержание общего фосфора в корнях продолжало в это время возрастать.

Отрицательный баланс органического фосфора в листьях (табл. 39) в этот период указывает на начавшийся распад органических соединений в листьях и возможную транспортировку продуктов распада в корни и цветочные головки.

Изменения в фосфорном обмене корня в период цветение — побурение головок объясняются не только подготовкой растения к зимнему периоду, но и продолжающимся передвижением питательных веществ к созревающим семенам.

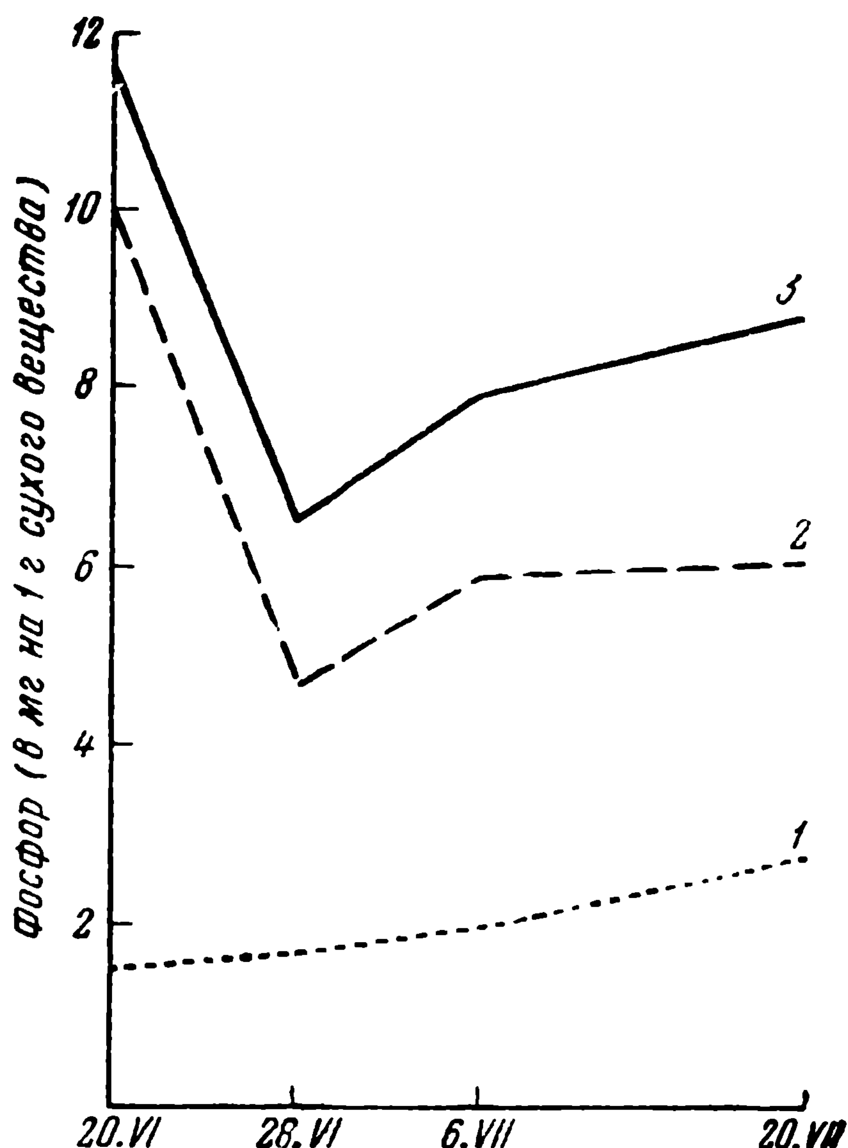


Рис. 16. Динамика фосфора в корнях клевера красного (1956 г.):

1 — минеральный фосфор; 2 — органический; 3 — общий

Фазы развития: 20.VI — стеблевание; 28.VI — бутонизация; 6.VII — цветение; 20.VII — побурение цветочных головок.

Изучение динамики фосфорных соединений в корне в вегетационном опыте 1956 г. подтвердило факт обогащения корней органическим и минеральным фосфором в фазе побурения цветочных головок (рис. 16)

Отрицательный баланс фосфорных соединений в корнях в период стеблевание — бутонизация в 1956 г. был вызван более интенсивным, чем в 1953 г., развитием надземной массы (табл. 37) и связанным с этим повышенным расходом фосфорных соединений корня.

Анализ пасоки показал, что обеднение корней фосфором в период стеблевание — бутонизация в 1956 г. сопровождалось интенсивным выносом фосфора с пасокой в надземные органы (рис. 17).

Концентрация фосфатов в пасоке и вынос его в единицу времени в фазе бутонизации были максимальными за весь период вегетации.

Таблица 37

Вес надземной массы клевера красного в опытах 1953 и 1956 гг.
(в *г*)

Фаза развития	1953 г.	1956 г.
Бутснизация	4,5	10,1
Цветение	8,3	12,7
Побурение цветочных головок	—	18,7

Из рис. 17 видно, что на протяжении всего периода вегетации в пасоке, подаваемой корнями, органический фосфор значительно преобладал над минеральным. Этот факт снова указы-

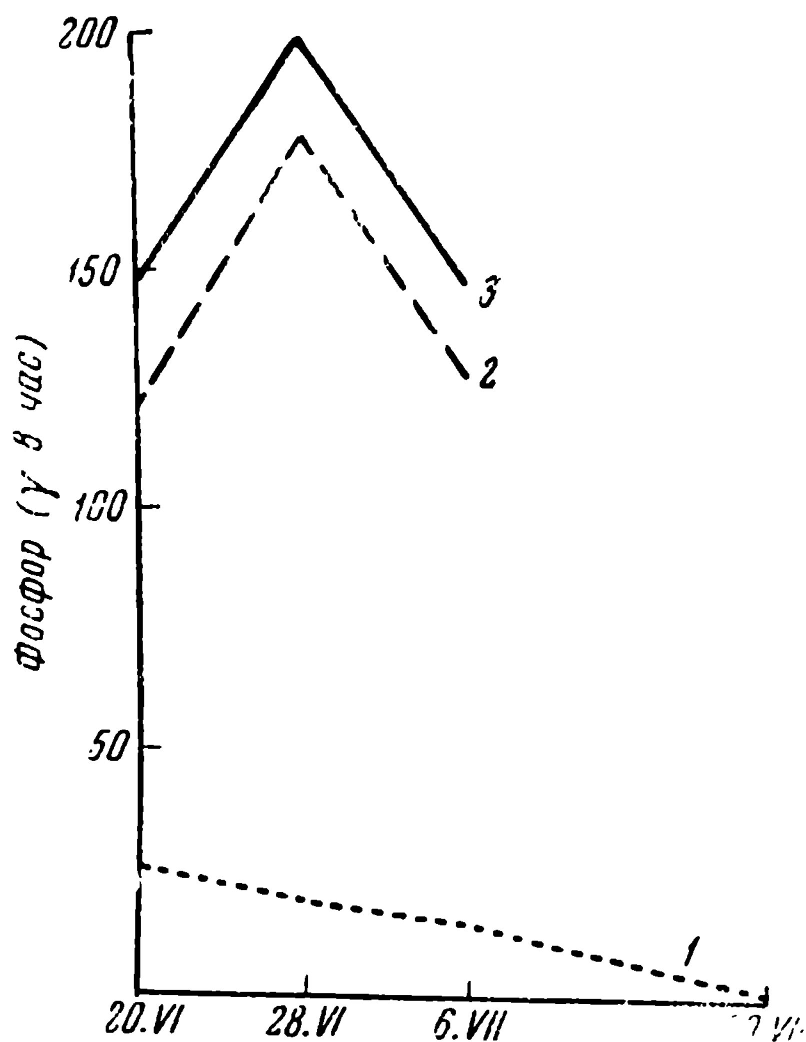


Рис. 17. Вынос фосфора с пасокой клевера красного:

1 — минеральный фосфор; *2* — органический; *3* — общий.

Фазы развития: 20.VI — стеблевание: 28.VI — бутонизация; 6.VII — цветение; 20.VII — побурение цветочных головок.

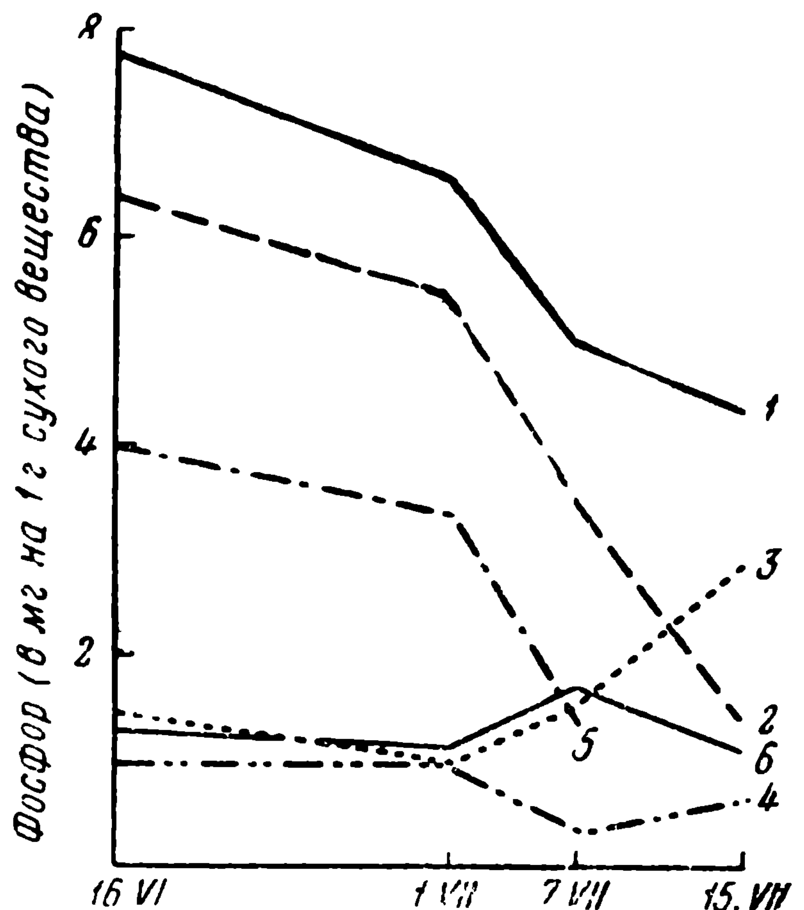


Рис. 18. Динамика фосфора в стеблях клевера красного:

1 — общий фосфор; *2* — органический; *3* — неорганический; *4* — кислотнорастворимый; *5* — фосфор нуклеопротеидов; *6* — фосфор фосфатидов.

Фазы развития: 16.VI — стеблевание; I.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 15.VII — побурение цветочных головок.

вает на синтетическую деятельность корня, переработку в нем минеральных фосфатов, поступающих из почвы.

Динамика фосфорного обмена в стеблях, изучавшаяся в вегетационном опыте 1953 г., представлена на рис. 18 и в табл. 38.

Таблица 38

Скорость изменения содержания разных фракций фосфора в стеблях клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки) *

Период развития	Число дней между пробами	Фосфор					
		общий	минеральный	органический			
				общее количество	фосфор фосфатидов	кислоторастворимый	фосфор нуклеопротеидов
Стеблевание — бутонизация (с 16.VI по 1.VII) .	15	—0,084	—0,027	—0,057	—0,016	—0,002	—0,038
Бутонизация — цветение (с 1.VII по 7.VII)	6	—0,259	0,077	—0,336	0,093	—0,094	—0,335
Цветение — побурение цветочных головок (с 7.VII по 22.VII)	15	—0,046	0,094	—0,140	—0,037	0,018	—0,135

Моментный ряд динамики дан в табл. 37

Приведенные данные показывают, что содержание общего и органического фосфора за весь период исследования в 1953 г. неуклонно снижалось.

В молодых стеблях нуклеопротеиды составляли основную массу органического фосфора. Все остальные формы фосфорных соединений содержались в это время в стеблях примерно в равных количествах.

В период бутонизация — цветение в стеблях клевера отмечалось снижение количества нуклеопротеидов и органического кислоторастворимого фосфора и накопление минерального фосфора и фосфора фосфатидов. Обеднение в этот период тканей стеблей фосфором, в частности органическим, связано с несоответствием скоростей накопления сухой массы стеблей (см. табл. 6) и фосфора в них: сухая масса накопляется быстрее, чем фосфор (табл. 38). Кроме того, на этом этапе развития стеблей наблюдались мобилизация и отток фосфорных соединений к другим органам.

На протяжении периода цветение — побурение головок клевера шло дальнейшее обеднение стеблей нуклеопротеидами и фосфатидами. Накопление транспортабельных фракций фосфора (органический, кислоторастворимый и минеральный фосфор) не компенсировало убыли нуклеопротеидов и фосфатидов в общем фосфорном запасе стебля.

Указанное явление свидетельствует о превалировании процессов оттока над процессами накопления фосфорных соединений.

Динамика фосфора в листьях клевера красного представлена в табл. 39 и рис. 19.

Таблица 39

Скорость изменения содержания разных фракций фосфора в листьях клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки)

Период развития	Число дней между пробами	Фосфор					
		общий	минеральный	органический			
				общее количество	фосфор фосфатидов	кислоторастворимый	фосфор нуклеопротеидов
Розетка — стеблевание (с 5.VI по 16.VI)	11	0,258	0,287	0,232	0,082	—	—
Стеблевание — бутонизация (с 16.VI по 1. VII)	15	0,078	0,113	0,071	0,009	0,051	0,010
Бутонизация — цветение (с 1.VII по 7.VII)	6	0,447	—0,890	0,595	0,353	0,136	0,106
Цветение — побурение цветочных головок (с 7.VII по 22.VII)	15	—0,167	0,054	—0,172	—0,104	0,058	—0,125

Моментный ряд динамики дан в табл. 37.

Графически она изображается одновершинной кривой с максимумом в фазе цветения (рис. 19). Преобладающей формой фосфорных соединений в листьях в течение всего вегетационного периода являлся органический фосфор (80—98% всего фосфора листьев). Это специфическая особенность клевера.

Вплоть до фазы цветения большая часть органического фосфора листьев была представлена нуклеопротеидами. Содержание их за время наблюдений оставалось относительно постоянным. Возрастная динамика органического фосфора в листьях определялась поэтому изменениями количества других форм фосфорных соединений (фосфатиды, органический кислоторастворимый фосфор).

Содержание минерального фосфора в листьях за период розетка — бутонизация менялось слабо, и лишь к фазе цветения оно значительно снизилось.

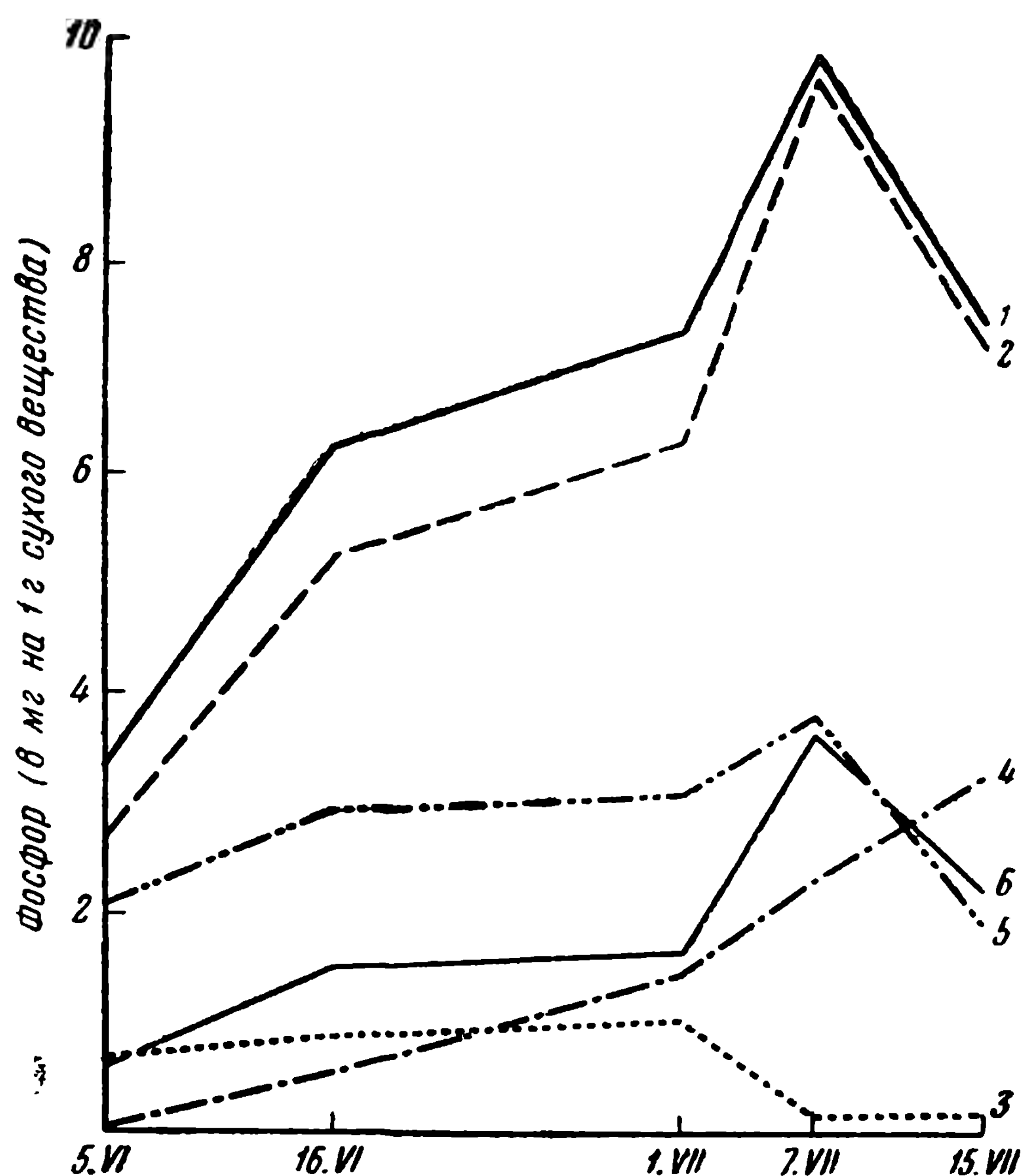


Рис. 19. Динамика фосфора в листьях клевера красного:

1 — общий фосфор; *2* — органический; *3* — неорганический; *4* — кислоторастворимый; *5* — фосфор нуклеопротеидов; *6* — фосфор фосфатидов.

Фазы развития: 5.VI — розетка; 16.VI — стеблевание; 1.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 15.VII — побурение цветочных головок.

Во время созревания семян (цветение — побурение головок) в листьях наблюдалось уменьшение количества нуклеопротеидов и фосфатидов. Содержание же органического кислоторастворимого фосфора возросло. Отмеченные в период налива семян изменения в фосфорном обмене листьев были связаны с мобилизацией конституционных фосфорсодержащих соединений на процессы репродукции и подготовку корня к зиме.

Данные относительно фосфорного обмена в головках клевера красного представлены в табл. 40 и на рис. 20.

Общее содержание фосфора в головках возрастало по мере их развития. Возрастало и количество органического фосфора. Содержание минерального фосфора снижалось. В фазе бутони

Таблица 40

Скорость изменения содержания разных фракций фосфора в головках клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки) *

Период развития	Число дней между пробами	Общий фосфор	Минеральный фосфор	Органический фосфор				Фосфор нуклеопротеидов
				общее количество	фосфор фосфатидов	кислотнорастворимый		
Бутонизация — цветение (с 1.VII по 7.VII)	6	0,421	—0,339	0,761	—	—		—
Цветение — побурение цветочных головок (с 7.VII по 22.VII)	15	0,354	0,047	0,306	—0,061	0,113		0,255

* Моментный ряд динамики дан в табл. 37.

зации (с 1 июля) подавляющее количество фосфора в цветочных головках находилось в неорганической форме, а в фазе цветения (7 июля) содержание минерального фосфора в них уменьшилось в 3 раза. Соответственно увеличивалось процентное содержание органических форм фосфора, а именно нуклеопротеидов, гексозо- и глицерофосфатов, содержание же фосфатидов снижалось. Такой характер динамики различных групп фосфорных соединений согласуется с представлениями В. К. Залесского (1912) о том, что фосфатиды не являются запасной формой фосфорных соединений в семенах, эту функцию выполняет органический кислотнорастворимый фосфор.

Наши результаты подтверждают данные других исследователей о возможности содержания в репродуктивных органах значитель-

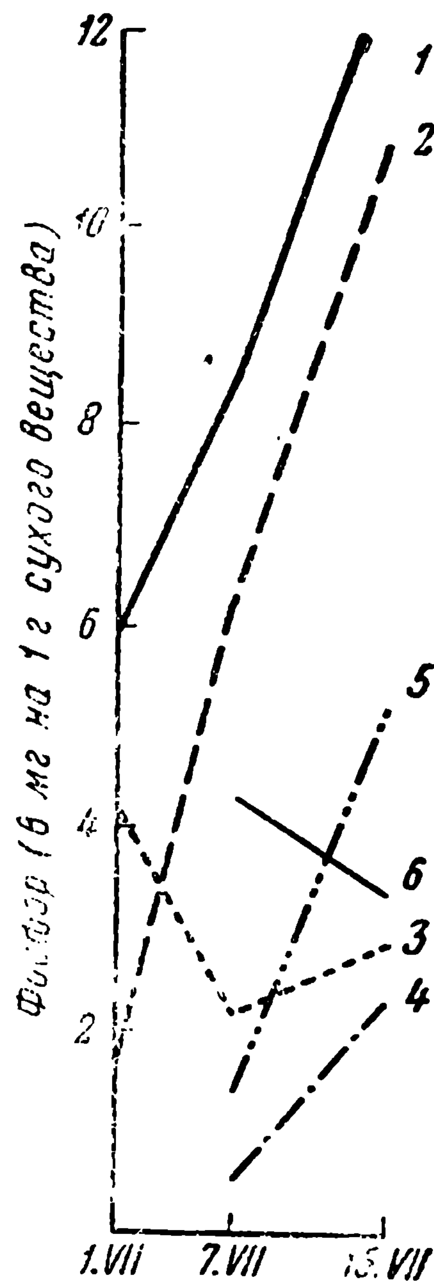


Рис. 20. Динамика фосфора в цветочных головках клевера красного:

1 — общий фосфор; *2* — органический; *3* — минеральный; *4* — кислотнорастворимый; *5* — фосфор нуклеопротеидов; *6* — фосфор фосфатидов.

Фазы развития: 1.VII — бутонизация; 7.VII — цветение; 15.VII — побурение цветочных головок.

ных количеств минерального фосфора. Так, в семенах *Lens esculenta,* по данным Форбродта (цит. по В. К. Залесскому, 1912), на фосфаты приходится 9,86% общего фосфора, в семенах *Vicia sativa,* по данным Л. А. Иванова (1905),— 11,4%, а в семенах *Pisum sativum* — 13,6%.

Наши опыты показали значительно большее содержание неорганического фосфора в головках. Это объясняется, во-первых, тем, что анализировались не семена, а головки целиком, а во-вторых, тем, что семена в побуревших головках были еще очень далеки от окончательного созревания. В. К. Залесский (1912) отмечает, что созревающие семена гороха содержат весьма значительное количество фосфатов в сравнении с другими соединениями фосфорной кислоты. Так, в муке из семян гороха, снятых в первых стадиях созревания, фосфаты преобладают (52,4% общего фосфора).

Сопоставление приведенных данных по динамике фосфорсодержащих соединений в корнях, стеблях, листьях и головках клевера показывает, что по направленности фосфорного обмена можно выделить те же две группы органов, какие указывались в гл. II при рассмотрении азотного обмена: первая группа — корни и головки, где количество фосфора к концу вегетации увеличивается, вторая — листья и стебли, где содержание фосфора снижается. Такой ход динамики фосфорного обмена определяется биологическим значением органов клевера красного.

2. ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЙ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

Фосфорный обмен разных органов клевера красного в полевых условиях (1954 г.) протекает иначе, чем при оптимальном увлажнении в вегетационном опыте. Так, вместо непрерывного обогащения корней фосфором в полевых условиях (опыт 1954 г.) накопление фосфора отмечалось лишь в самом конце вегетационного периода (рис. 21).

Снижение содержания фосфора в корнях в период стеблевание — цветение объясняется недостаточным водоснабжением растений в период с 29 июня по 13 июля и связанным с этим затрудненным поступлением фосфора.

Особенностью фосфорного обмена в листьях клевера в полевом опыте 1954 г. был сдвиг максимума содержания фосфора с фазы цветения на фазу бутонизации (рис. 22). Это изменение также было связано с замедлением поступления и перемещения фосфора по растению в связи с почвенной засухой. Теми же причинами объясняются и особенности динамики фосфорных соединений в стеблях в полевых условиях 1954 г.

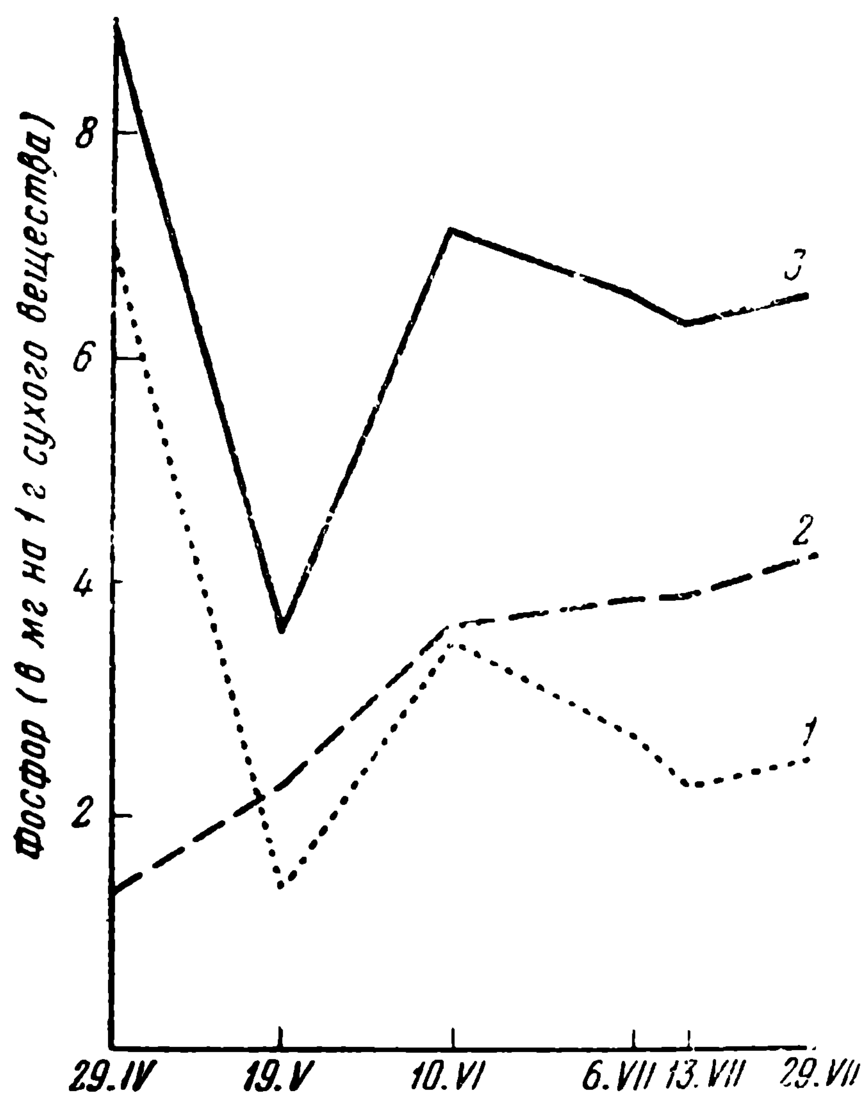


Рис. 21. Динамика фосфора в корнях клевера красного:

1 минеральный фосфор; *2* — органический; *3* — общий.

Фазы развития: 29.IV — весеннее отрастание растений; 19.V — розетка; 10.VI — стеблевание; 6.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 29.VII — побурение цветочных головок.

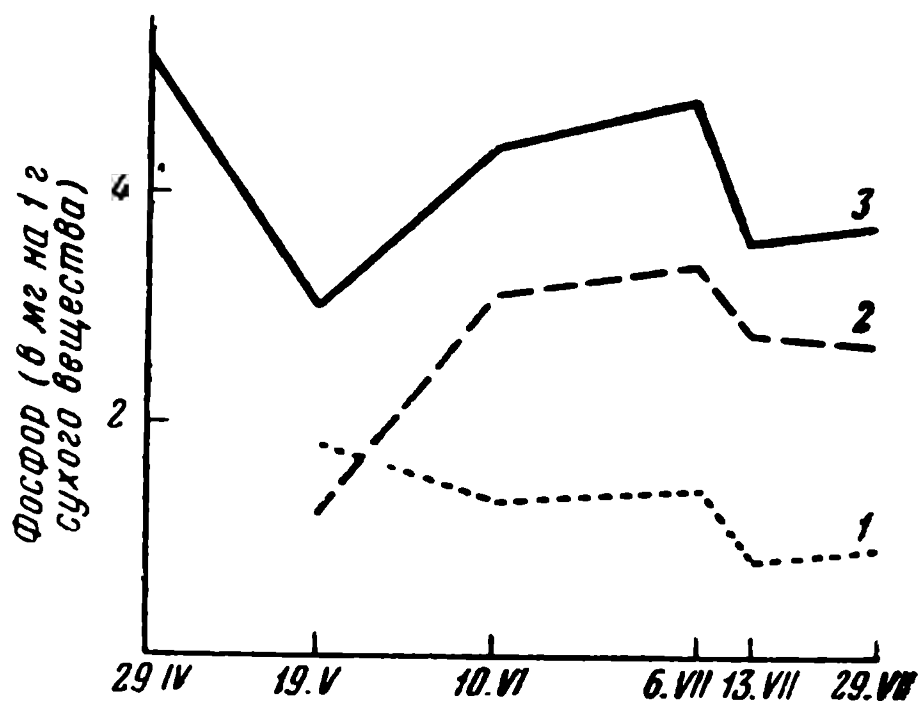


Рис. 22. Динамика фосфора в листьях клевера красного:

1 — минеральный фосфор; *2* — органический; *3* — общий.

Фазы развития: 29.IV — весеннее отрастание растений; 19.V — розетка; 10.VI — стеблевание; 6.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 29.VII — побурение цветочных головок.

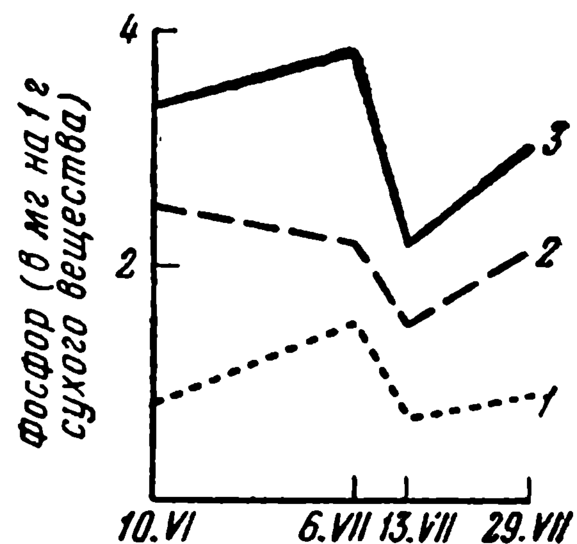


Рис. 23. Динамика фосфора в стеблях клевера красного:

1 — минеральный фосфор; *2* — органический; *3* — общий.

Фазы развития: 10.VI — стеблевание; 6.VII — бутонизация; 13.VII — цветение; 29.VII — побурение цветочных головок.

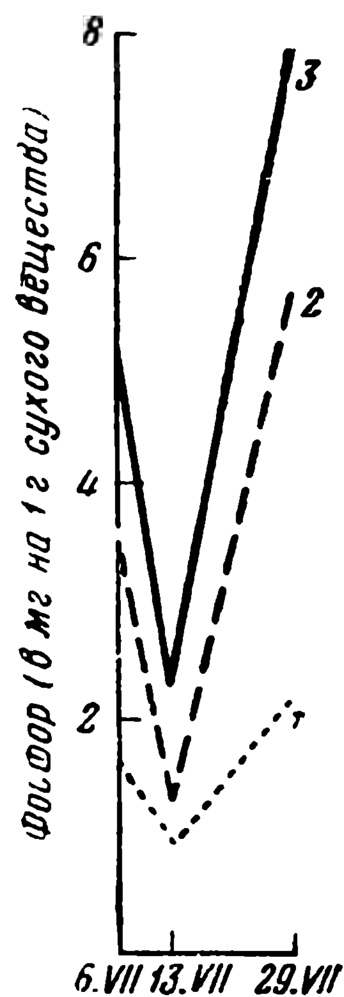


Рис. 24. Динамика фосфора в цветочных головках клевера красного:

1 — минеральный фосфор; *2* — органический; *3* — общий.

Фазы развития: 6.VII — бутонизация; 13. VII — цветение; 29.VII — побурение цветочных головок.

(рис. 23). Резкое уменьшение содержания фосфора в стеблях во время наиболее глубокой почвенной засухи (13 июля) было связано с ослаблением его поступления; при появлении в почве доступной растениям влаги (29 июля) содержание фосфора сразу повысилось.

Представление о фосфорном обмене в головках в 1954 г дает рис. 24. Из приведенных данных видно, что фосфорный обмен в головках был связан с накоплением в них фосфорсодержащих соединений. Причины снижения содержания фосфора в головках в фазе цветения те же, что были указаны при разборе азотного обмена головок.

В полевом опыте 1954 г., кроме того, получены данные о фосфорном обмене листьев и корней клевера красного при весеннем отрастании растений и образовании прикорневой розетки листьев. Рис. 21 и 22 показывают, что во время отрастания растений содержание фосфора в корнях и листьях оказалось наивысшим за весь период исследования, причем количественно преобладал неорганический фосфор. Высокое содержание фосфора в отрастающих растениях в известной мере характеризует их состояние в период зимнего покоя. Содержание фосфора в корнях намного превышает содержание его в листьях.

Развитие прикорневой розетки приводило к сильному обеднению корней и листьев соединениями фосфора. Убыль фосфора из корней шла в 2 раза быстрее, чем из листьев, и абсолютное содержание фосфорных соединений в этих органах выравнивалось. Таким образом, изменения в фосфорном обмене листьев и корней при отрастании и развитии прикорневой розетки аналогичны описанным выше изменениям азотного обмена в тех же органах. Несомненно, что и причины обеднения листьев и корней азотом и фосфором в этот период одни и те же.

Данные полевого опыта 1954 г. подтверждают выводы о различной направленности фосфорного обмена в листьях и стеблях, с одной стороны, корнях и головках — с другой.

Подтверждается также вывод о том, что большая часть фосфора всего растения сосредоточена в массе листьев, затем следуют стебли, головки и, наконец, корни. Преобладающей формой фосфорных соединений во всех органах является органическая.

Сопоставление данных по динамике фосфорных соединений в листьях клевера в полевых условиях за три года (1954, 1955, 1956) показывает, как сильно зависит фосфорный обмен в листьях от всего комплекса внешних факторов и в первую очередь от условий увлажнения растений.

В опыте 1955 г., проведенном в колхозе «Борьба», почвенная влажность в течение вегетационного периода постепенно

снижалась (см. табл. IV в приложении). С фазы розетки до цветения растений она снизилась с 16 до 13% и лишь позднее за короткое время (с 30 июля по 4 августа) — до 9%. В этих условиях высокое вначале содержание фосфора в листьях резко уменьшилось к фазе бутонизации растений (рис. 25). При этом количество органического фосфора снижалось, а содержание минерального фосфора несколько возрастало.

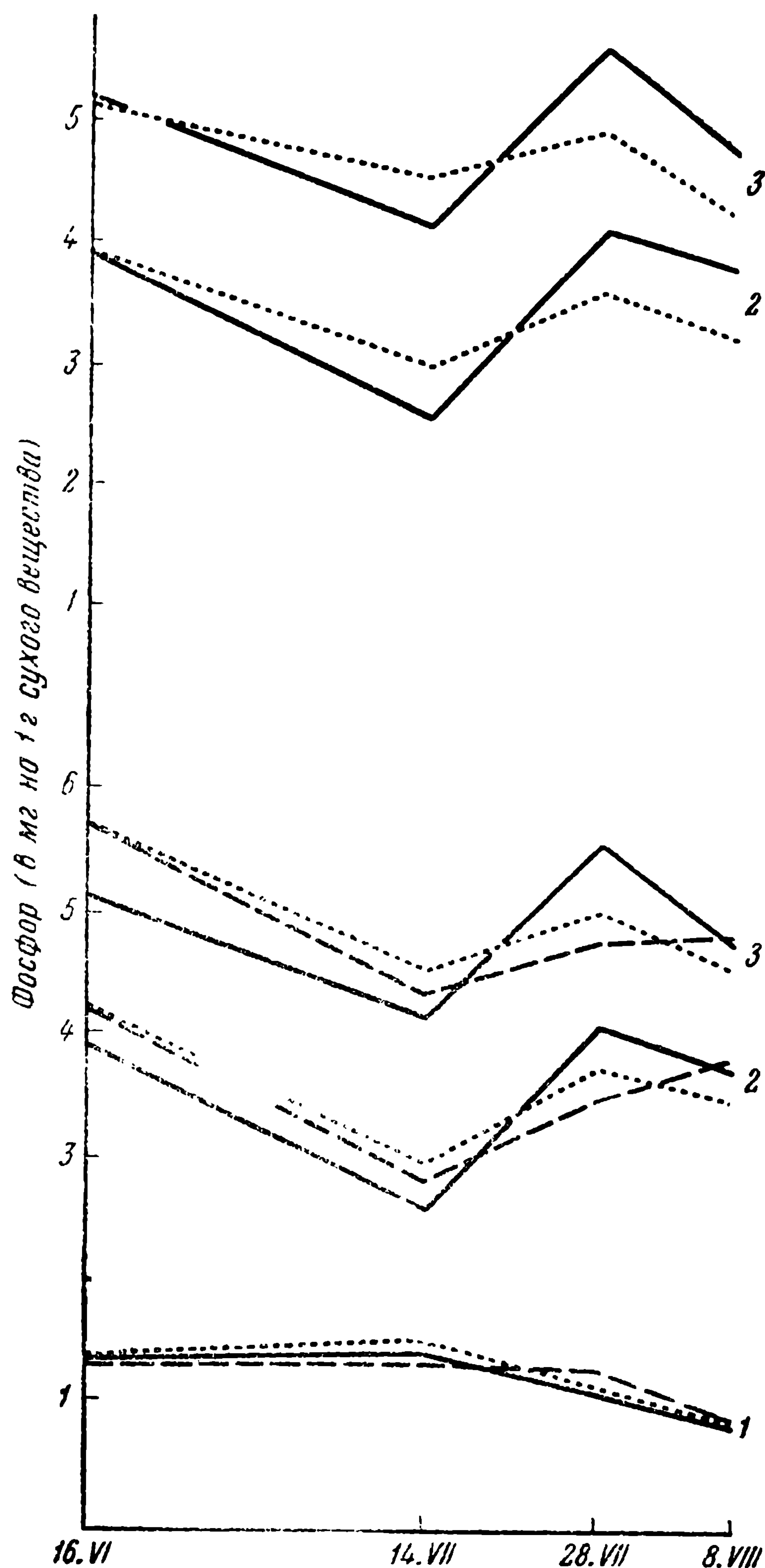


Рис. 25. Динамика фосфора в листьях клевера красного (1955 г.):

1 — минеральный фосфор; 2 — органический; 3 — общий. Сплошные линии — контроль; штриховые линии — подкормка РК; точечные линии — полив. Фазы развития: 16.VI — стеблевание; 14.VII — бутонизация; 28.VII — цветение; 8.VIII — побурение цветочных головок.

Максимальное количество общего и органического фосфора в листьях отмечалось в фазе цветения. В период налива и созревания семян (28 июля — 8 августа) происходило обеднение листьев соединениями фосфора.

Некоторое представление о причинах такой динамики фосфора в листьях клевера в 1955 г. дает сопоставление данных неполивного варианта опыта с данными поливного варианта. Как видно из рис. 25, полив значительно повысил количество органического фосфора в листьях в фазе бутонизации, — очевидно, вследствие лучшего поступления фосфора в листья и лучшего его усвоения. Увеличение под влиянием полива отношения органического фосфора к минеральному свидетельствует и

о лучшем протекании синтетических процессов в листьях политых растений.

В конце вегетационного периода (фазы цветения и побурения головок клевера) полив снизил содержание как органического, так и минерального фосфора в листьях за счет лучшего оттока этих соединений в другие органы растения.

Таким образом, проведение полива показало, что влажность почвы имеет большое значение в динамике фосфорного обмена.

О роли условий водоснабжения растений в фосфорном обмене листьев клевера красного свидетельствуют и данные полевого опыта 1956 г. в колхозе «Борьба».

Особенностями метеорологических условий этого года являлось преобладание сухой и жаркой погоды в июне (количество осадков составило всего 27% средней многолетней нормы, а влажность воздуха — 77% средней многолетней) и обилие дождей в июле (количество осадков составляло 225% средней многолетней, а относительная влажность воздуха равнялась 77% против 65% по многолетним данным.) В фазе бутонизации клевера наблюдалась почвенная и атмосферная засуха, а цветение и побурение головок клевера происходило при избыточном увлажнении почвы и высокой относительной влажности воздуха.

В 1955 г. полив снизил скорость накопления фосфора в листьях во время цветения растений, а обильные дожди в 1956 г. привели даже к установлению отрицательного баланса фосфорных соединений в листьях в указанной фазе,— вероятно, вследствие усиления оттока (рис. 26).

Избыточное увлажнение клевера в период цветение — побурение головок привело к возобновлению вегетативного роста, что сопровождалось накоплением в листьях фосфора, в том числе органического. Обычно в указанный период происходит убыль фосфора в листьях в связи с ослаблением синтетической деятельности стареющих листьев и усиленным оттоком из них фосфорных соединений в другие органы.

Сопоставление фракционного состава фосфорных соединений в листьях клевера в 1956 г. с соответствующими данными вегетационного опыта 1953 г. (см. рис. 19 и 26) показывает, что фосфор содержится в листьях преимущественно в органической форме. Из органических соединений фосфора, по данным обоих лет, преобладают фосфатиды и нуклеопротеиды, однако амплитуда изменений содержания этих веществ в полевых условиях была значително выше, чем в условиях вегетационного опыта. Это объясняется прежде всего различием в водоснабжении растений. Так, во время ясно выраженной атмосферной и почвенной засухи (27 июня 1956 г.) количество нуклепротеидов в листьях резко снизилось, содержание же фос

фатидов существенно не изменилось (рис. 26). Улучшение условий водоснабжения (27 июля) увеличивало количество нуклеопротеидов в листьях и уменьшило содержание в них фосфатидов.

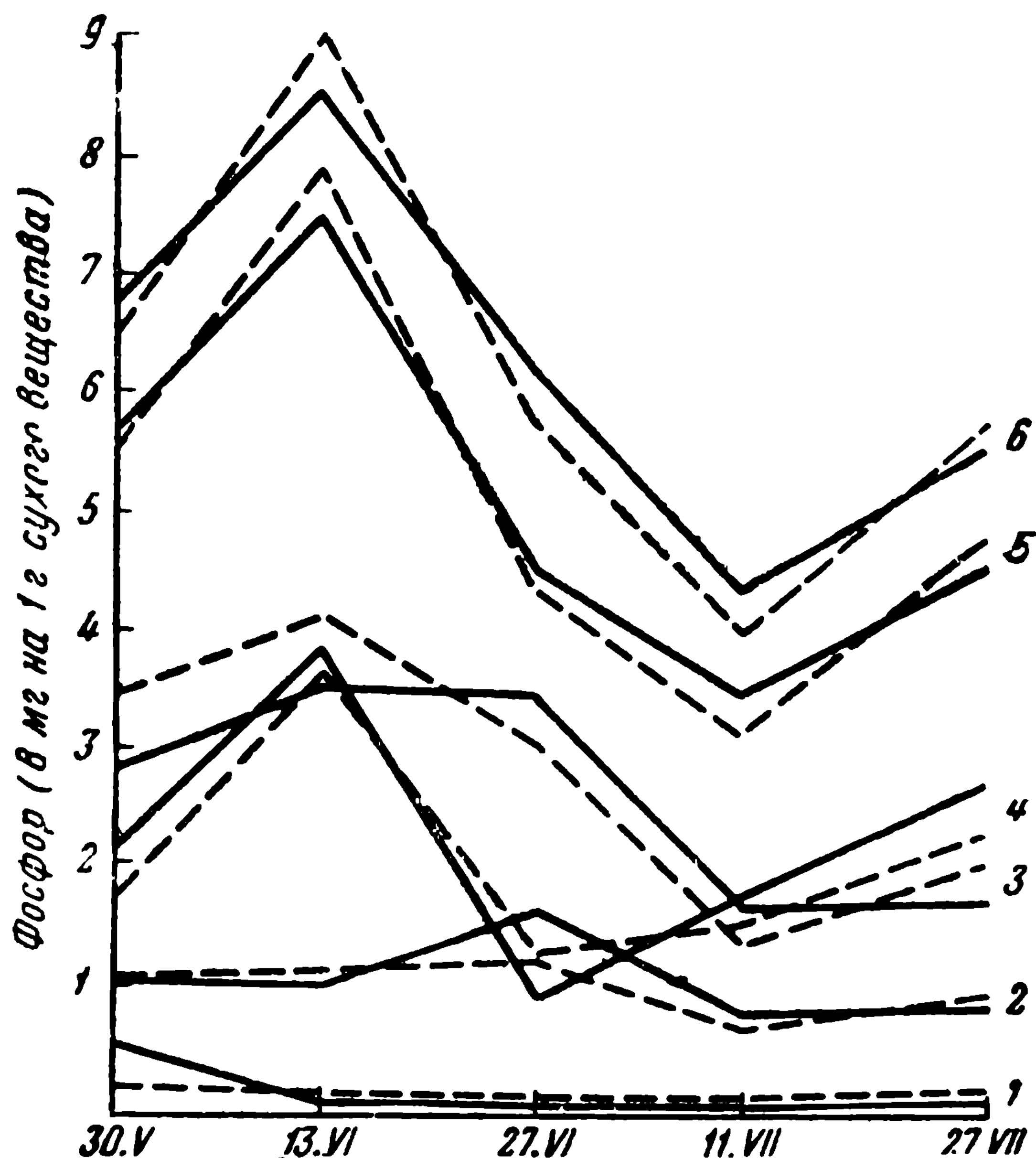


Рис. 26. Динамика фосфора в листьях клевера красного:

1 — органический кислотнорастворимый фосфор; 2 — минеральный; 3 — фосфор фосфатидов; 4 — фосфор нуклеопротеидов; 5 — органический фосфор; 6 — общий; сплошные линии — контроль; штриховые линии — подкормка $P_{60}K_{60}$.

Фазы развития: 30.V — розетка; 13.VI — стеблевание; 27.VI — бутонизация; 11.VII — цветение; 27.VII — побурение цветочных головок.

Высокое содержание фосфатидов в период засухи рассматривается разными исследователями (Власюк, Климовицкая, 1955 г.; Горелова, 1956) как защитное приспособление растений. Как известно, фосфатиды понижают проницаемость клеточных оболочек и снижают тем самым возможность потери воды клетками.

3. ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН В КОРНЕ КЛЕВЕРА КРАСНОГО В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Несомненный интерес представляют данные по фосфорному обмену главного корня клевера за время с октября по март, т. е. в осенне-зимний период. Подобные данные были получены на кафедре физиологии растений Казанского университета

Л. Т. Бушанской, Т. В. Борисовой и И. А. Тарчевским (1955) и приведены в табл. 41.

Данные табл. 41 показывают, что фосфорный обмен в корне клевера в зимний период имеет приспособительный характер: повышается содержание минерального фосфора, сохраняется

Таблица 41

Содержание фосфора разных соединений в корне клевера второго года жизни в осенние и зимние месяцы

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)

Моментный ряд динамики

Форма фосфора	Дата взятия проб и температура воздуха (в ° С)			
	18.IX 1952 г. 6°,4	2.XII 1952 г. −11°,1	11.II 1953 г. 21°,6	22.III 1953 г. 1°,1
Неорганический фосфор	1,53	,17	2,22	2,34
Органический кислоторастворимый фосфор	2,46	2,25	2,66	2,97
Фосфор нуклеопротеидов	1.45	1,43	2,06	4,22
Фосфор фосфатидов	2,44	1,62	2,12	2,00
Общий фосфор	7,88	7,47	9,06	11,53

относительно высокое количество органического кислоторастворимого фосфора (в основном гексозофосфатов), что ведет к повышению осмотического давления, затрудняющего замерзание клеточного сока. После некоторого снижения содержания фосфатидов в начале зимы происходит повышение их содержания в зимние месяцы, что делает протоплазму более гидрофобной и затрудняет образование в ней кристалликов льда. В итоге этих изменений обмена должна повыситься морозостойкость растений, что и было в дальнейшем подтверждено данными о проценте перезимовавших растений.

Судя по нарастанию содержания фосфора нуклеопротеидов, уже в феврале в зимующих частях растений начинаются ростовые процессы. Данные, приведенные в табл. 41, относятся к растениям, получившим в октябре фосфорно-калийную подкормку ($P_{30}K_{30}$). У контрольных, не получивших подкормки растений, фосфорный обмен в корне протекал аналогично с той, однако, разницей, что нарастание содержания фосфатидов наблюдалось несколько позднее, а фосфора нуклеопротеидов — раньше, чем у подкормленных растений. Последнее обстоятельство указывает на то, что у подкормленных растений период покоя оказывается более длительным, чем у растений, не получивших подкормки. Удлинение периода покоя должно способствовать морозоустойчивости подкормленных растений.

Дан[illegible] табл. 41 представляют интерес еще в том отношении, [illegible] дают основание говорить о наличии обмена ве[illegible] присущего самому корню и в известной мере [illegible] от такового в надземных органах растения. В те[illegible] которые указаны в этой таблице, у растений уже не было [illegible]ых, функционирующих надземных частей.

4. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН КЛЕВЕРА КРАСНОГО

Внесение весной по отрастающему клеверу подкормок $P_{60}K_{60}$ и $P_{60}K_{60}+B_2$ в опыте 1955 г. (колхоз «Путь к коммунизму» Верхне-Услонского района Татарской АССР, почва коричнево-серая, pH почвы — 7,5) оказало заметное влияние на фосфорный обмен клевера: на всем протяжении вегетационного периода повысилось содержание органического фосфора в листьях, содержание же минерального фосфора изменилось мало (табл. 42).

Следовательно, подкормки усилили процессы усвоения фосфора растениями (повысилось отношение органического фосфо-

Таблица 42

Влияние подкормок на содержание фосфора в листьях клевера красного
(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)

Фаза развития	Дата взятия проб	Контроль	Подкормка $P_{60}K_{60}$	Подкормка $P_{60}K_{60}+B_2$
Общий фосфор				
Стеблевание	9.VI	3,55	5,38	4,80
Бутонизация	28.VI	4,46	5,93	6,15
Цветение	19.VII	3,90	4,73	4,72
Побурение цветочных головок	12.VIII	4,18	4,58	4,27
Минеральный фосфор				
Стеблевание	9.VI	0,85	1,27	1,12
Бутонизация	28.VI	1,36	1,22	1,35
Цветение	19.VII	1,28	1,28	1,01
Побурение цветочных головок .	12.VIII	1,07	1,48	1,24
Органический фосфор				
Стеблевание	9.VI	2,70	4,11	3,68
Бутонизация	28.VI	3,10	4,76	4,80
Цветение	19.VII	2,73	3,45	3,71
Побурение цветочных головок .	12.VIII	3,01	3,10	3,03

ра к минеральному). Подкормки оказывают влияние и на интенсивность процессов синтеза и оттока фосфорных соединений из листьев (табл. 43).

Таблица 43

Скорость изменения содержания фосфора в листьях клевера красного
(в *мг* на 1 *г* сухого вещества за сутки)

Период развития	Число дней между пробами	Контроль	$P_{60}K_{60}$	$P_{60}K_{60}+B_2$
Общий фосфор				
Стеблевание—бутонизация	19	0,048	0,031	0,071
Бутонизация—цветение	21	—0,027	—0,059	—0,075
Цветение—побурение цветочных головок	7	—0,040	—0,021	—0,065
Минеральный фосфор				
Стеблевание—бутонизация	19	0,027	—0,003	0,012
Бутонизация—цветение	21	—0,008	0,002	—0,016
Цветение—побурение цветочных головок	7	0,000	0,069	0,030
Органический фосфор				
Стеблевание—бутонизация	19	0,021	0,034	0,059
Бутонизация—цветение	21	—0,018	—0,062	—0,051
Цветение—побурение цветочных головок	7	0,040	0,050	—0,097

В период положительного баланса фосфорного обмена в листьях (до фазы бутонизации включительно), как видно из табл. 43, скорость накопления органического фосфора под влиянием подкормок возросла. В период отрицательного баланса фосфорных соединений в листьях (фазы цветения и побурения цветочных головок) подкормки стимулировали убыль фосфора, что объясняется более интенсивно протекающими процессами гидролиза и оттока из стареющих листьев подкормленного клевера.

Аналогичные изменения в фосфорном обмене листьев клевера под влиянием подкормки $PK+B_2$ были отмечены в полевом опыте 1955 г., проведенном в колхозе «Борьба» Лаишевского района Татарской АССР на серой лесной почве (см. рис. 25).

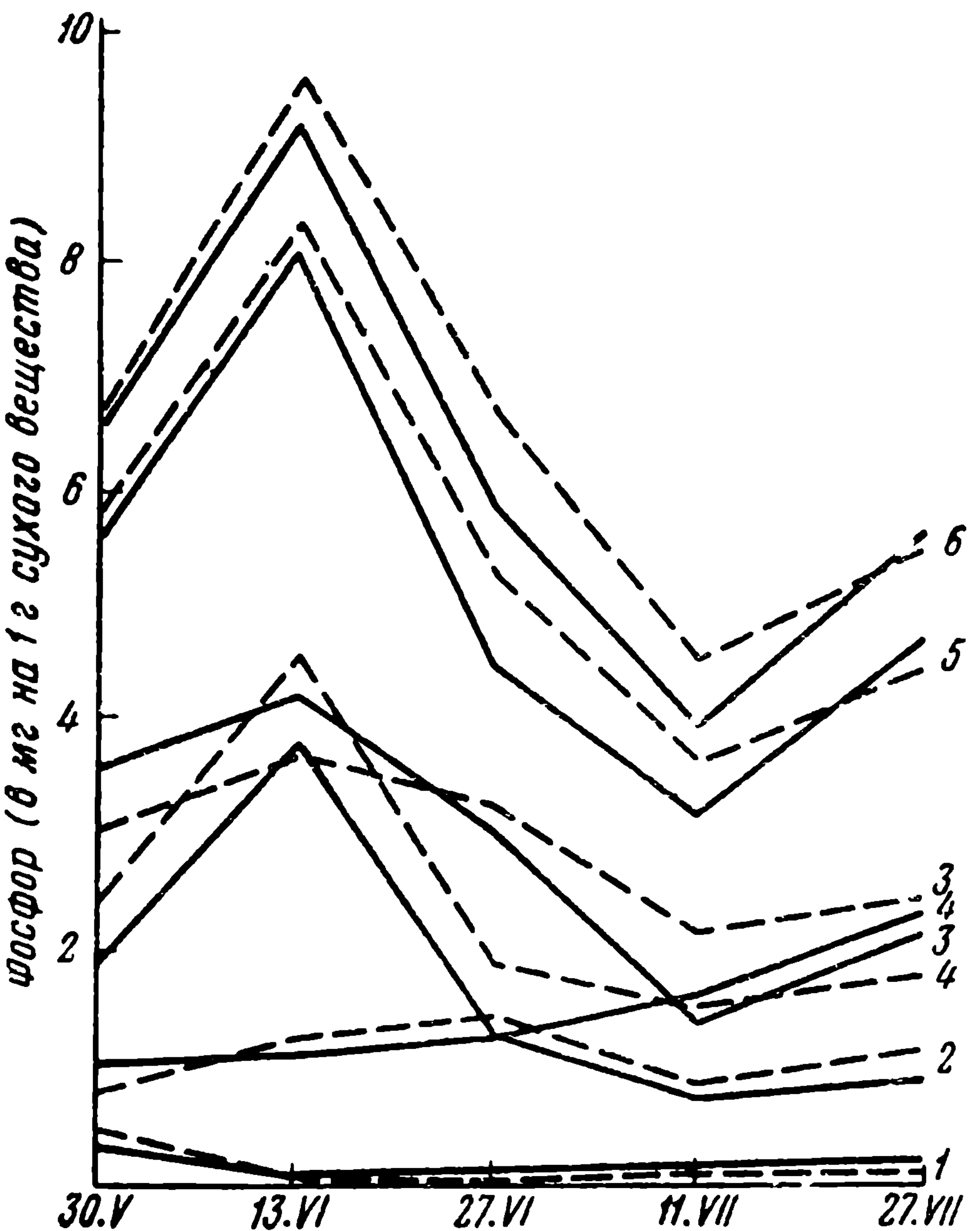


Рис. 27. Динамика фосфора в листьях клевера красного, подкормленного бором:

1 — органический кислотнорастворимый фосфор; *2* — минеральный; *3* — фосфор фосфатидов; *4* — фосфор нуклеопротеидов; *5* — органический фосфор; *6* — общий; сплошные линии — $P_{60}K_{60}$; штриховы линии — подкормка $P_{60}K_{60} + B_2$

Фазы развития: 30.V — розетка; 13.VI — стеблевание; 27.VI — бутонизация; 11.VII — цветение; 27.VII — побурение цветочных головок.

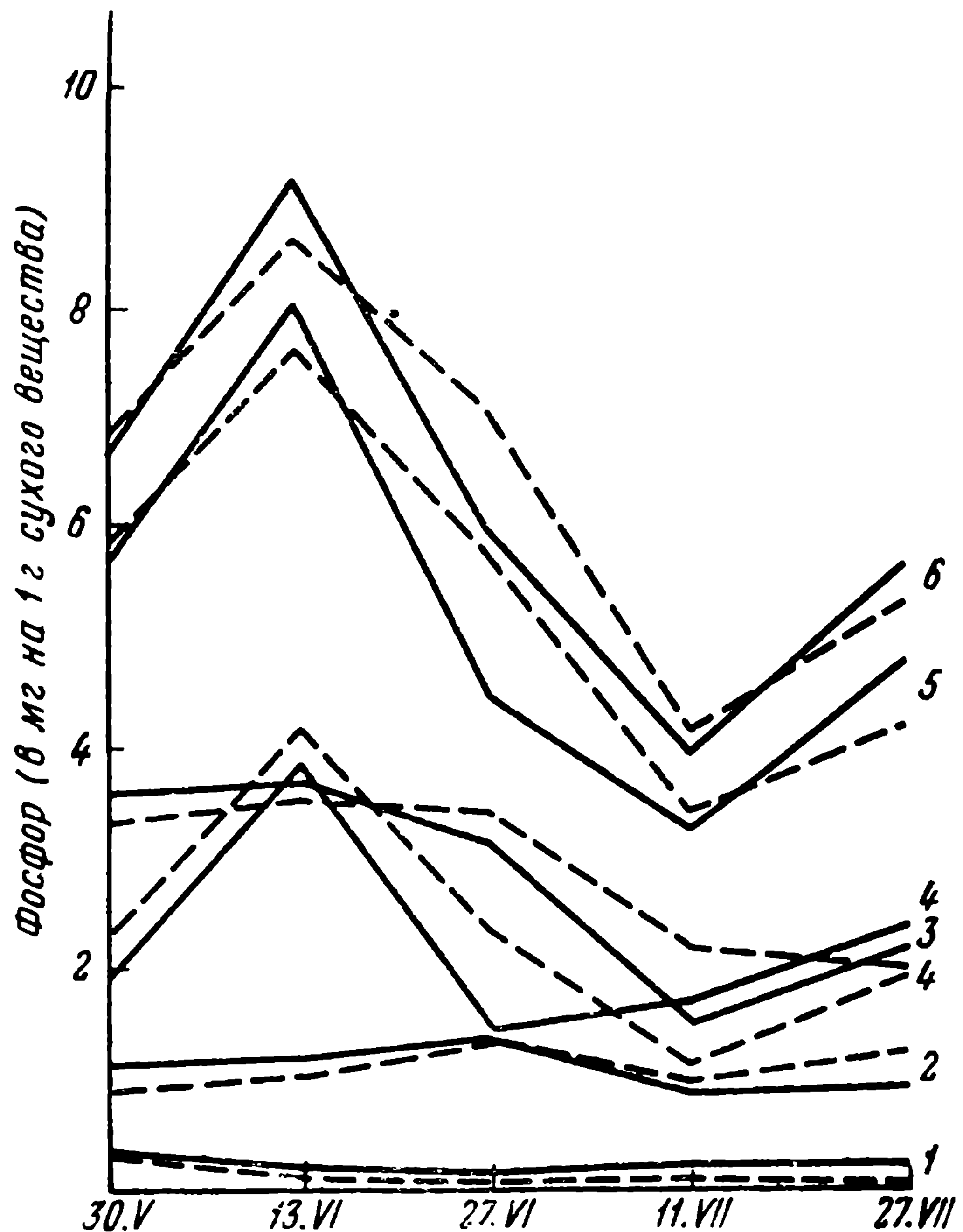


Рис. 28. Динамика фосфора в листьях клевера красного, подкормленного медью:

1 — органический кислотнорастворимый фосфор; *2* — минеральный; *3* — фосфор фосфатидов; *4* — фосфор нуклеопротеидов; *5* — органический фосфор; *6* — общий; сплошные линии — подкормка $P_{60}K_{60}$; штриховые линии — подкормка $P_{60}K_{60} + Cu_6$.

Фазы развития: 30.V — розетка; 13.VI — стеблевание; 27.VI — бутонизация; 11.VII — цветение; 27.VII — побурение цветочных головок.

Полив, проведенный на удобренном фоне, оказывал такое же действие, как и на неудобренном: в фазе бутонизации он усиливал процессы поступления и усвоения фосфора листьями, а в фазах цветения и побурения цветочных головок — отток фосфорных соединений из листьев в другие органы.

Остановимся несколько подробнее на данных по влиянию подкормок $P_{60}K_{60}$, $P_{60}K_{60}+B_2$ и $P_{60}K_{60}+Cu_6$ на фосфорный обмен листьев клевера в 1956 г. (полевой опыт в колхозе «Борьба»; рис. 26—28). О специфике метеорологических условий года говорилось выше. Внесение подкормки $P_{60}K_{60}$ весною, в начальный период развития клевера, привело к снижению количества нуклеопротеидов и органического кислотнорастворимого фосфора, что указывает на возможное угнетение синтетических процессов.

Однако этот период был очень кратковременным.

У подкормленного $P_{60}K_{60}$ клевера в период засухи соотношение синтетических и гидролитических процессов изменилось в пользу синтетических. На это указывает меньшая скорость убыли нуклеопротеидов в листьях подкормленных растений, а также меньшее содержание минерального фосфора, чем в листьях контрольных растений. Возможность лучшего хода синтетических процессов определялась повышенным содержанием общей воды в листьях растений, подкормленных $P_{60}K_{60}$ (см. табл. 77).

Улучшение условий водоснабжения привело к заметному снижению содержания всех фракций фосфора в листьях клевера, подкормленного $P_{60}K_{60}$, что объясняется лучшим оттоком фосфорсодержащих соединений из листьев. Этому способствовало повышенное содержание свободной воды в листьях растений, получивших подкормку.

Как и в листья контрольных растений, в период цветение — побурение головок наблюдалось накопление нуклеопротеидов, но шло оно с меньшей скоростью.

Влияние $P_{60}K_{60}+Cu_6$ и $P_{60}K_{60}+B_2$ на фосфорный обмен листьев клевера оказалось аналогичным (полевой опыт в колхозе «Борьба», 1956 г.; рис. 27 и 28).

В первую половину вегетационного периода внесение микроэлементов привело к повышению содержания нуклеопротеидов и снижению количества фосфатидов.

Данные по водному режиму листьев клевера, подкормленных микроэлементами (см. табл. 77), позволяют говорить о лучших условиях оттока из листьев разных соединений фосфора у этих растений.

5. ФОСФОРНЫЙ ОБМЕН В ЛИСТЬЯХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ. ВЛИЯНИЕ ПОКРОВНОЙ КУЛЬТУРЫ

Некоторые сведения о содержании фосфора в листьях клевера первого года жизни мы находим в работе Л. А. Шишкиной (1956 г.) (табл. 44).

Таблица 44

Содержание разных форм фосфора в листьях клевера первого года жизни под различным покровом и после его снятия

(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)
(Полевой опыт в колхозе «Верьга», 1952 г.) (по Л. А. Шишкиной)

Дата взятия проб	Вариант опыта	Фосфор		
		общий	неорганический	органический
21. VII	Беспокровный посев . .	3,35	1,27	2,08
	Под яровой пшеницей	2,71	1,23	1,47
	» озимой рожью .	2,86	1,35	1,51
	» озимой пшеницей . .	2.94	1,07	1,87
16. VIII	Беспокровный посев .	4,51	1,37	3,14
	Из-под яровой пшеницы .	3,34	1,25	2,09
	» озимой ржи .	3,35	1,10	2,25
	» озимой пшеницы . .	3,72	1,09	2,61
19. IX	Беспокровный посев	—	—	—
	Из-под яровой пшеницы .	2,94	1,19	1,75
	» озимой ржи .	2,68	0.93	1,75
	» озимой пшеницы .	2,57	1,22	1,35

Большое влияние на фосфорный обмен клевера, как видно из табл. 44, оказывают покровные культуры. Содержание всех фракций фосфора в листьях клевера красного, находящегося под покровом, значительно снижено. Оно остается сниженным и после снятия покрова.

ВЫВОДЫ

1. Одной из особенностей фосфорного обмена клевера красного является преобладание во всех органах органических соединений фосфора над минеральными.

2. Бóльшая часть всего фосфорного запаса растения клевера красного сосредоточена в листьях, затем в стеблях, головках, корнях.

3. Сопоставление данных по фосфорному обмену разных органов клевера красного показывает, что по направленности динамики фосфорсодержащих соединений можно выделить те же две группы органов, какие указывались в главе II при рассмотрении азотного обмена: первая группа — корни и головки, где количество фосфора к концу вегетационного периода увеличивается, вторая группа — листья и стебли, где количество его снижается. Такой ход динамики фосфорного обмена определяется биологическим значением органов растения.

4. Фосфорный обмен клевера красного находится в большой зависимости от условий среды, в первую очередь от водоснабжения растений.

5. Подкормки $P_{60}K_{60}$, $N_{45}P_{60}K_{60}$, $P_{60}K_{60}+B_2$, $P_{60}K_{60}+Cu_6$, данные весной поверхностно по отрастающему клеверу красному второго года жизни, усиливают процессы синтеза органических соединений фосфора в листьях, а также способствуют оттоку этих соединений из листьев в другие органы.

Полив действует так же, как и подкормки.

6. Покровные культуры уменьшают содержание всех фракций фосфора в листьях клевера красного первого года жизни и оказывают в этом отношении длительное последействие.

ГЛАВА IV

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА ОБМЕНА КЛЕВЕРА КРАСНОГО: КАРОТИНОИДЫ, ВЕЩЕСТВА ГРУППЫ БИОСА, АУКСИНЫ

1. ДИНАМИКА КАРОТИНОИДОВ В ЛИСТЬЯХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПРИ ОПТИМАЛЬНОМ УВЛАЖНЕНИИ РАСТЕНИЙ

(вегетационный опыт 1951 г.)

В предшествующих главах мы рассмотрели углеводный, азотный и фосфорный обмены. Огромное значение в жизнедеятельности растений имеют и превращения специфических веществ обмена: каротиноидов, биоса, ауксинов. На рассмотрении динамики этих соединений мы и остановимся в данной главе.

Желтые пигменты растений — каротиноиды — привлекают к себе в последнее время все большее и большее внимание. Высказаны многочисленные гипотезы об их физиологических функциях, и хотя многие из этих гипотез не подкреплены еще достаточным экспериментальным материалом, активное участие каротиноидов в физиологических процессах растений не вызывает сомнений. Наиболее вероятно участие каротиноидов в опылении и оплодотворении растений, в фоторецепторных и ростовых процессах, в фотосинтезе. Очень возможно, отмечает Т. Гудвин (1954), что функции каротиноидов в живых тканях отличаются только внешне, а за этими внешними различиями кроется общее свойство, посредством которого все они являются связанными.

Каротиноиды не только играют важную роль в жизни растительного организма, но и обеспечивают нормальное функционирование животного организма, причем единственным источником каротиноидов для животных являются растения.

Несмотря на теоретический и практический интерес вопроса об условиях накопления каротиноидов растениями, до сих пор еще неясны биохимические процессы, лежащие в основе синтеза каротиноидов, а также не выявлены и условия внешней среды, которые способствуют накоплению пигментов. Экспериментальных работ, посвященных изучению влияния влажности почвы на накопление каротиноидов в листьях, в литературе мы не встретили. Есть лишь попутные, и притом противоречивые, замечания о влиянии засухи на содержание каротина в растениях.

Вопрос о влиянии минерального питания на продукцию пигментов у некоторых кормовых растений (главным образом каротина) в литературе освещен довольно широко. Согласно данным большинства исследователей, ведущая роль в накоплении каротиноидов у различных растений принадлежит азоту. Калий, по крайней мере в высоких дозах, снижает содержание желтых пигментов в растениях. Относительно значения фосфора в образовании каротиноидов мнения расходятся: Д. А. Сабинин (1949) полагает, что фосфор действует аналогично азоту, но его влияние сказывается значительно слабее; другие авторы отрицают влияние фосфора на этот процесс.

Многие исследователи отмечают положительное влияние известкования на накопление желтых пигментов растением.

Литературные сведения о влиянии минеральных удобрений на накопление пигментов в листьях клевера довольно противоречивы. Е. М. Журавлев и Т. И. Мартинсон (1950) отмечают, что содержание каротина в клевере, выращиваемом на супесчаной почве, смешанной с песком, в условиях нормального водоснабжения мало менялось под действием разных удобрений, в том числе и азотных (известкование почвы не проводилось). Слабую отзывчивость клевера на внесение азотных удобрений авторы объясняют способностью клевера как бобового растения использовать атмосферный азот при помощи клубеньковых бактерий.

Р. Т. Вильдфлуш и Г Я. Коробова (1953) на основании вегетационных опытов с клевером приходят к выводу, что полное минеральное удобрение на кислой малоплодородной суглинистой почве усиливает накопление каротина (на 75% по сравнению с неподкормленными растениями). Однако влияние полного удобрения в этом направлении слабее, чем влияние извести. На известкованном фоне наиболее благоприятное действие на содержание каротина оказывает азотнофосфорное удобрение, а также внесение бора одновременно с азотом, фосфором и калием. В полевом опыте эти авторы отмечают отрицательное влияние минеральных удобрений (в различных комбинациях) на синтез каротина в листовую фазу, которое в

дальнейшем сглаживается. Однако и в начале цветения содержание каротина в листьях растений, подкормленных азотом, фосфором и калием, повышается всего на 2%, а на известкованном фоне — на 19,1%. Расхождения в степени отзывчивости растений на внесение минеральных удобрений в отношении синтеза каротина в вегетационных и полевых условиях указанные авторы не объясняют.

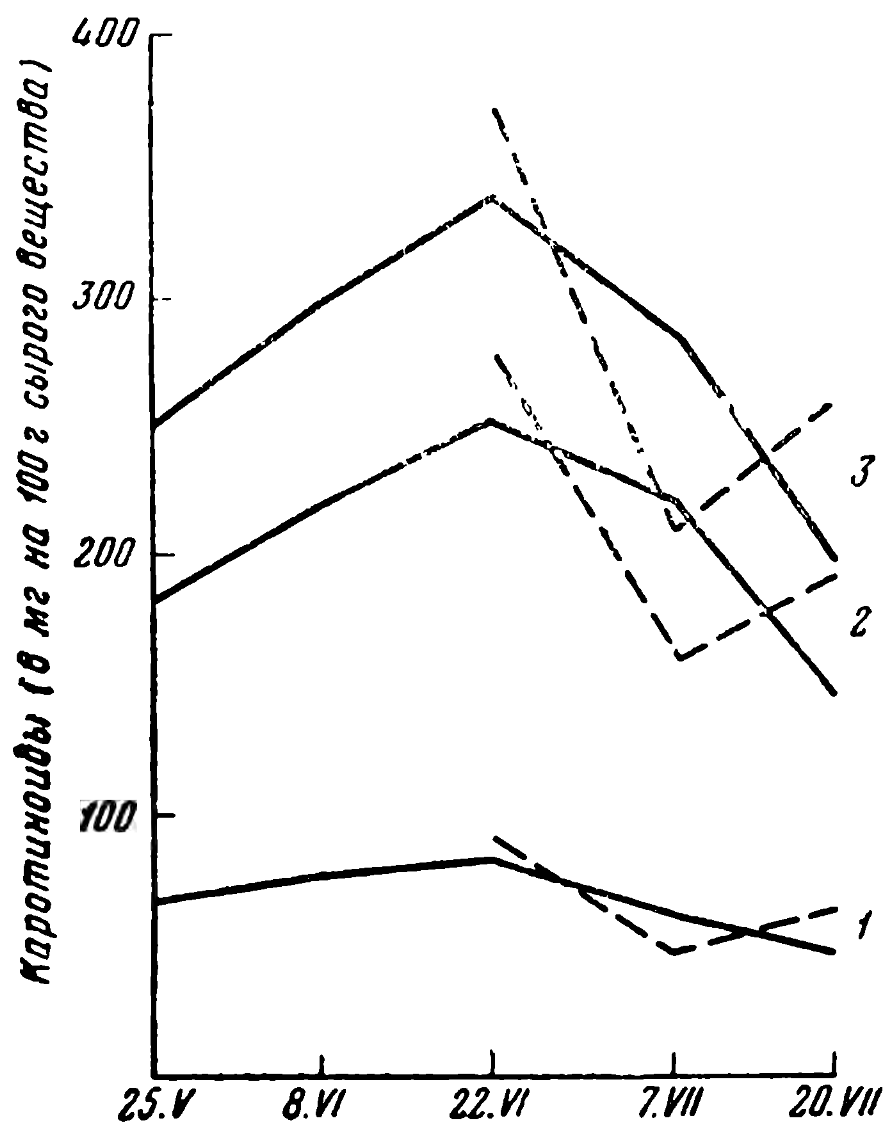


Рис. 29. Динамика каротиноидов в листьях клевера красного:

1 — каротин; 2 — ксантофилл; 3 — сумма каротиноидов; сплошные линии — при оптимальном увлажнении; штриховые линии — при засухе. Фазы развития: 25.V — розетка; 8.VI — стеблевание; 22.VI — бутонизация; 7.VII — цветение; 20.VII — побурение цветочных головок.

Задачей наших исследований являлось изучение динамики каротиноидов в листьях клевера с учетом влияния на этот процесс некоторых факторов внешней среды. Методика извлечения желтых пигментов была нами описана ранее (И. М. Васильева, 1955, 1956).

В 1951 г. был проведен вегетационный опыт, в котором одни растения развивались при оптимально увлажненной почве (70% полной влагоемкости), другие подвергались засухе в период бутонизации.

Как показывает рис. 29, при оптимальном увлажнении растений динамика каротиноидов в листьях клевера может быть изображена одновершинной кривой с максимумом в фазе бутонизации. Это означает, что накопление каротиноидов (положительный баланс их) в листьях клевера в этих условиях охватывал период прикорневая розетка — бутонизация. Начиная с фазы бутонизации до конца вегетационного периода, в листьях клевера красного при оптимальном увлажнении устанавливался отрицательный баланс каротиноидов, т. е. процессы расхода превалировали над процессами накопления их.

Из табл. 45 следует, что скорость накопления каротиноидов на протяжении периода положительного баланса не оставалась постоянной. Периоду розетка — стеблевание была присуща значительно более высокая скорость накопления желтых пигментов, чем периоду стеблевание — бутонизация.

В равной мере не оставалась неизменной и скорость убыли каротиноидов в листьях клевера в период бутонизация — побурение головок: она увеличивалась с возрастом растения.

Таблица 45

Скорость изменения содержания каротиноидов в листьях клевера красного в зависимости от условий водоснабжения

(в *мг* % к сухому веществу за день)*

Фаза развития	Дата взятия проб	Интервал между пробами	Каротин		Ксантофилл		Сумма каротиноидов	
			засуха	оптимальное увлажнение	засуха	оптимальное увлажнение	засуха	оптимальное увлажнение
Розетка — стеблевание	25 .V — 8. VI	14	—	—	—	—	—	+3,46
Стеблевание — бутонизация	8. VI — 22. VI	14	1,07	0,45	4,07	2,42	5,14	2,87
Бутонизация — цветение	22. VI — 7. VII	15	—3,96	—1,38	—10,25	—2,07	—14,21	—3,46
Цветение — побурение цветочных головок	7. VII — 20. VII	13	1,15	—0,99	2,21	—5,70	3,36	—6,68

* Моментный ряд динамики дан на рис. 29.

Такой характер динамики каротиноидов в листьях оптимально увлажненного клевера понятен с точки зрения участия этих пигментов (связанного с их тратой) в различных сторонах жизнедеятельности растения (рост, генеративные процессы). Высокая скорость накопления каротиноидов на протяжении фазы розетки объясняется замедленным расходом пигментов при ростовых процессах и слабым оттоком этих пигментов из листьев.

Табл. 6 подтверждает наши предположения о незначительной скорости прироста массы растения в этот период. Напротив, значительное снижение скорости накопления желтых пигментов в листьях клевера на протяжении фазы стеблевания объясняется значительной активизацией ростовых процессов и усилением оттока указанных пигментов к местам закладки репродуктивных органов. О повышении скорости ростовых процессов свидетельствуют данные той же табл. 6. Установление отрицательного баланса каротиноидов в листьях на протяжении фазы бутонизации означает усиление мобилизации и оттока

этих соединений к точкам роста, а также усиленную трату их в процессе роста. Увеличение скорости убыли каротиноидов в период цветение — побурение головок, помимо усиления оттока, связано с общим ослаблением синтетической деятельности стареющих листьев.

2. ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА ДИНАМИКУ КАРОТИНОИДОВ В ЛИСТЬЯХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

(полевые и вегетационные опыты)

Изменение условий водоснабжения привело к значительным изменениям динамики каротиноидов в листьях клевера красного. Как видно из рис. 29, содержание желтых пигментов в листьях в период засухи значительно возросло.

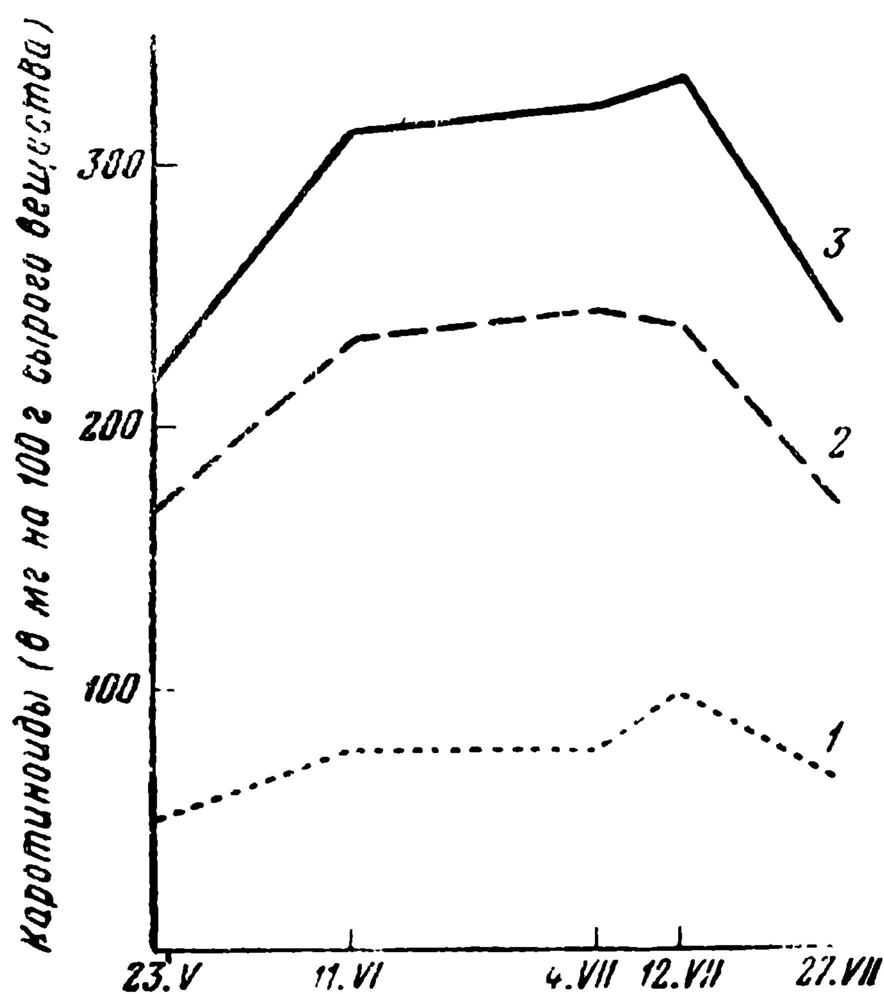


Рис. 30. Динамика каротиноидов в листьях клевера красного:

1 — каротин; *2* — ксантофилл; *3* — сумма каротиноидов.

Фазы развития: 23.V — розетка; 11.VI — стеблевание; 4.VII — бутонизация; 12.VII — цветение; 27.VII — побурение цветочных головок.

После возобновления полива содержание каротиноидов в листьях растений, испытавших засуху, убывало с большей скоростью, чем из листьев контрольных. Позднее, в фазе побурения головок, в листьях опытных растений вновь отмечалось накопление желтых пигментов, а в листьях контрольных продолжалась усиленная убыль этих соединений, причем шла она с прогрессирующей скоростью. Таким образом, засуха, испытанная растениями в фазе бутонизации, оказала последействие, проявляющееся в существенном изменении процессов, связанных с накоплением и разрушением каротиноидов.

В полевом опыте 1951 г. на выщелоченном черноземе колхоза «Борьба» почвенная засуха, которую растения испытывали начиная с фазы стеблевания, удлинила период положительного баланса каротиноидов в листьях клевера (рис. 30). В листьях оптимально увлажненных растений процессы аккумуляции преобладали над процессами распада желтых пигментов только в период розетка — бутонизация, а в листьях

клевера, развивавшегося при пониженной норме водоснабжения (полевой опыт 1951 г.), накопление преобладало над убылью и на протяжении бутонизации — цветения. Считать условия водоснабжения ведущим фактором указанных особенно-

Таблица 46

Средние метеорологические данные по фазам развития клевера за вегетационные периоды 1951 и 1952 гг.

Фаза развития клевера	Продолжительность фазы	Температура воздуха (в °С)	Относительная влажность воздуха (в %)	Облачность, (в баллах)	
				общая	нижняя
Вегетационный опыт 1951 г. (по данным метеостанции Казань, университет)					
Розетка	25. V—29. V	11,4	67,8	29,8	19,8
Стеблевание	29. V—18. VI	18,7	62,3	21,3	13,0
Бутонизация	18. VI—7. VII	19,5	63,0	18,3	10,5
Цветение	7. VII—20. VII	22,0	65,1	15,2	8,0
Полевой опыт 1951 г. (по данным метеостанции Казань-Опорная)					
Розетка	22. V—11. VI	12,1	64,1	26,4	14,3
Стеблевание	11. VI—4. VII	19,9	48,2	24,1	11,3
Бутонизация	4. VII—12. VII	19,2	64,0	25,3	13,5
Цветение	12. VII—27. VII	19,1	73,5	24,1	16,8
Вегетационный опыт 1952 г. (по данным метеостанции Казань, университет)					
Розетка	9. VI—13. VI	15,8	82,8	29,6	27,2
Стеблевание	13. VI—26. VI	22,7	72,4	19,3	9,3
Бутонизация	26. VI—7. VII	23,4	69,3	18,0	13,4
Цветение .	7. VII—21. VII	21,2	72,4	16,6	14,5
Полевой опыт 1952 г. (по данным метеостанции Казань-Опорная)					
Розетка	3. VI—17. VI	15,9	71,4	31,7	19,5
Стеблевание	17. VI—2. VII	22,8	64,8	20,5	6,8
Бутонизация	2. VII—9. VII	18,2	65,2	27,3	22,8
Цветение	9. VII—23. VII	19,9	71,0	18,6	9,8

стей динамики пигментов нам позволяет сопоставление метеорологических условий развития клевера в полевом и вегетационном опытах (табл. 46), а также условий почвенного питания.

Как показывает табл. 46, условия освещения, температурного режима, влажности воздуха в течение фаз розетки,

стеблевания и бутонизации были сходными, а в фазе цветения даже менее благоприятствовали растениям, находившимся в полевых условиях. Поскольку полевой и вегетационный опыты 1951 г. были поставлены на одной и той же почве (выщелочном черноземе), условия почвенного питания могут расцениваться как близкие. Следовательно, различия в динамике пигментов были вызваны главным образом изменением в условиях водоснабжения.

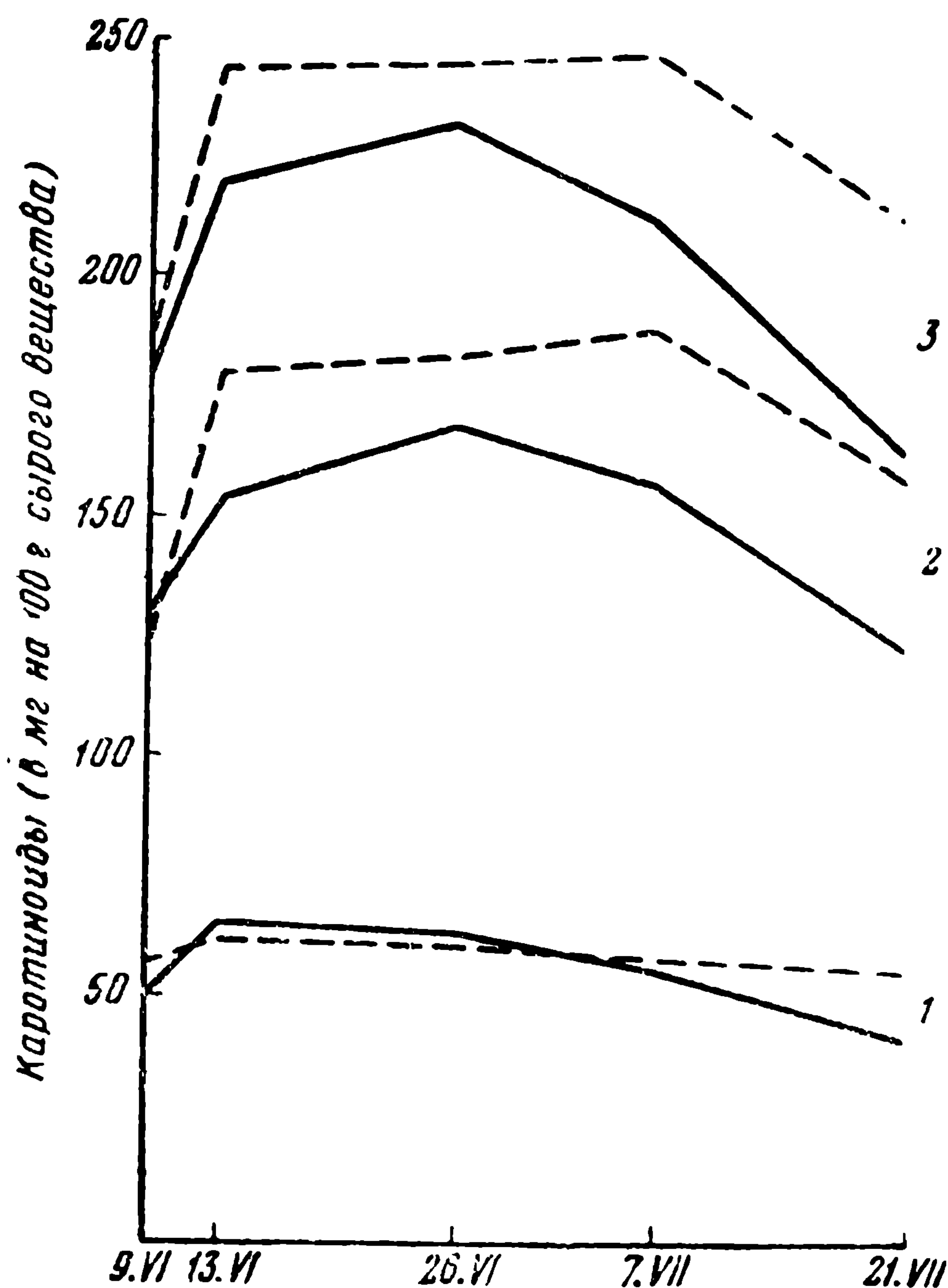


Рис. 31. Динамика каротиноидов в листьях клевера красного:

1 — каротин; 2 — ксантофилл; 3 — сумма каротиноидов; сплошные линии — вегетационный опыт; штриховые линии — полевой опыт.

Фазы развития: 9.VI — розетка; 13.VI — стеблевание; 26.VI — бутонизация; 7.VII цветение; 21.VII — побурение цветочных головок.

К таким же выводам нас приводит и рассмотрение данных по динамике каротиноидов в листьях клевера в полевом и вегетационном опытах 1952 г. Опыты были поставлены на лесостепной темно-серой слабо оподзоленной почве колхоза «Борьба». Условия освещения, температурного режима, влажности воздуха и почвенного питания в обоих случаях были достаточно сходны (табл. 46). Резко отличались лишь условия водоснабжения растений. В поле растения испытывали засуху в период бутонизация — цветение.

Как видно из рис. 31, данные 1952 г. подтверждают заключение о том, что ухудшение условий водоснабжения удлиняет период положительного баланса каротиноидов в листьях.

Рассмотренный выше материал (ср. рис. 29, 30 и 31) показывает, что абсолютное содержание пигментов в листьях клевера красного зависит от степени плодородия почвы. Однако сама направленность динамики пигментов, соотношение процессов накопления и разрушения их при сходных условиях водоснабжения одинаковы на различных по своему плодородию разностях почв. Таким образом, условия водоснабжения

имеют большое значение в определении характера динамики пигментов.

Перейдем к физиологической интерпретации полученных данных.

Повышение количества каротиноидов в листьях в период засухи связано, во-первых, с затруднением транспортировки их в головки. Об этом свидетельствуют данные о содержании пигментов в головках клевера, оптимально увлажненного и испытывающего недостаток во влаге (рис. 32).

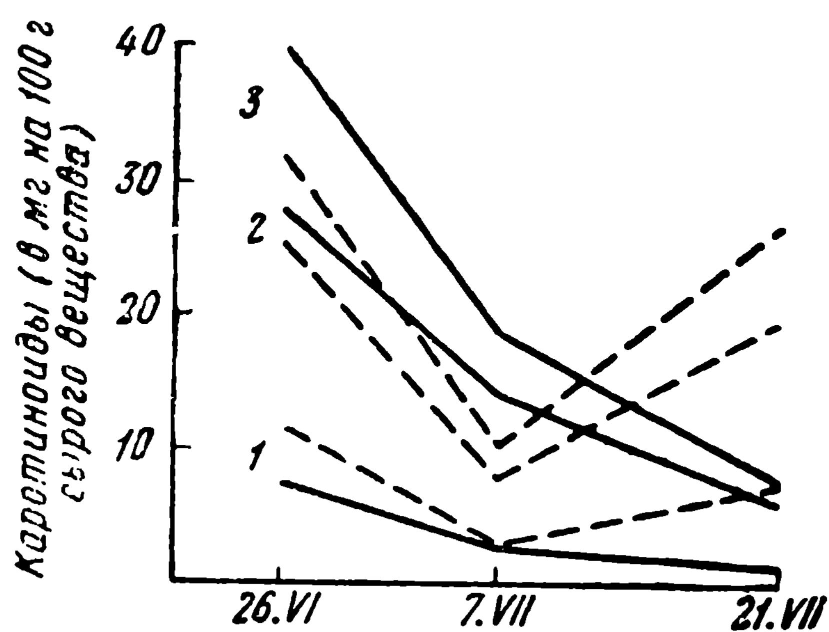


Рис. 32. Динамика каротиноидов в головках клевера красного:

1 — каротин; *2* — ксантофилл; *3* — сумма каротиноидов; сплошные линии — вегетационный опыт; штриховые линии — полевой опыт.

Фазы развития: 26.VI — бутонизация; 7.VII — цветение; 21.VII — побурение цветочных головок.

Кроме того, из литературных данных известно, что недостаточное увлажнение усиливает гидролитическую активность карбогидраз и протеиназ. Накопление продуктов распада полисахаридов и белков — растворимых сахаров и аминокислот — создает изобилие исходного материала для построения молекул каротиноидов, а накопление редуцирующих сахаров смещает окислительно-восстановительные процессы в сторону усиления восстановительных реакций, что также должно способствовать синтезу желтых пигментов.

На возможность синтетических процессов в растениях в период засухи указывают исследования К. Г. Мирошниченко (1950). Наконец, то обстоятельство, что накопление каротиноидов в период недостаточного увлажнения сопровождается угнетением тех процессов, в которых эти пигменты принимают участие (ростовые процессы, фотосинтез, генеративные процессы), заставляет высказать предположение, что участие каротиноидов в указанных процессах связано с их тратой, а накопление этих соединений в листьях в период засухи является результатом замедленного использования каротиноидов в указанных выше физиологических процессах.

Известным подтверждением последнего предположения может служить повышенное количество каротиноидов в побуревших головках клевера в период сильной почвенной засухи (полевой опыт 1952 г., рис. 32). Избыток каротиноидов в головках сопровождался ненормально высокими для этой фазы развития головок содержанием растворимых сахаров (см

рис. 4), а также недостаточной обеспеченностью головок веществами группы «биоса» (табл. 57, 58)[1]. Высокое содержание каротиноидов в побуревших головках можно рассматривать как патологическое явление, связанное, очевидно, с замедленным использованием этих веществ в процессах опыления и оплодотворения.

Нам кажется, что этими же причинами можно объяснить и накопление каротиноидов в листьях растений, перенесших засуху (вегетационный опыт 1951 г., рис. 29). Очевидно, повышенное содержание каротиноидов является в этом случае результатом последействия засухи — замедленного использования пигментов в процессах обмена веществ. Данные по урожаю зеленой массы и семян наглядно свидетельствуют о сильном нарушении во время засухи ростовых и генеративных процессов, т. е. процессов, в которых предполагается участие каротиноидов (табл. 47).

Таблица 47

Урожай зеленой массы и семян клевера в зависимости от условий водоснабжения

(вегетационный опыт 1951 г.; почва — выщелоченный чернозем)

	Сырая зеленая масса		Семена	
	г на сосуд	%	*г* на сосуд	%
Оптимальное увлажнение	141,1	100	8,41	100
Засуха	66,2	46,9	3,42	40,7

3. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ДИНАМИКУ КАРОТИНОИДОВ В ЛИСТЬЯХ И ЦВЕТОЧНЫХ ГОЛОВКАХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

Остановимся на влиянии подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+$ $+B_2$, данных весной по отрастающему клеверу второго года жизни, на динамику каротиноидов в листьях и головках клевера красного. Влияние подкормки NPK в условиях оптимального увлажнения (вегетационный опыт 1952 г., почва — темно-серая лесостепная слабо оподзоленная) выразилось в значительном повышении содержания желтых пигментов в листьях клевера во все фазы развития (табл. 48).

[1] В фазе побурения цветочных головок клевера в полевых условиях содержание веществ группы биоса в головках снижалось при одновременном накоплении их в листьях.

Таблица 48

Содержание каротиноидов в листьях и головках клевера красного в зависимости от условий питания
(в *мг* % к сухому веществу)

Фаза развития	Каротин			Ксантофилл			Сумма каротиноидов		
	без удобрения	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	без удобрения	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	без удобрения	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$
Листья									
Розетка	51,04	—	69,51	129,65	—	143,17	180,69	210,18	212,68
Стеблевание	66,62	81,64	82,37	154,41	187,05	209,95	221,03	268,69	292,32
Бутонизация	63,53	82,58	84,47	169,12	210,17	242,45	232,65	292,75	326,92
Цветение	55,07	95,57	84,97	156,86	241,80	219,19	211,93	337,37	304,16
Побурение цветочных головок	41,27	59,72	50,61	122,49	183,64	174,16	163,76	243,36	224,77
Хронологические средние							210,17	288,99	290,70
Головки									
Бутонизация	11,52	9,32	9,77	27,93	30,73	30,07	39,45	40,05	39,84
Цветение	2,48	2,93	2,31	13,72	18,81	9,56	16,20	21,64	11,87
Побурение цветочных головок	1,31	3,15	2,57	6,19	12,10	12,56	7,50	15,25	15,12
Хронологические средние							18,88	23,90	18,86

Одновременно с увеличением содержания каротиноидов в листьях происходило их накопление в головках.

Как видно из табл. 48, внесение бора по фону NPK в условиях оптимального увлажнения еще более повысило содержание каротиноидов в листьях клевера в первой половине вегетационного периода (до фазы бутонизации включительно) и снизило количество их в фазы цветения и побурения головок клевера. Последнее указывает на отток каротиноидов из листьев в головки. Содержание каротиноидов в головках подкормленного бором клевера в фазе цветения значительно уступало содержанию их в головках растений, подкормленных только NPK. Это было связано с большей продукцией семян у подкормленных бором растений (табл. 49).

Таблица 49

Урожай семян клевера в зависимости от условий питания

Вариант опыта	Урожай семян	
	на одно растение (в г)	% к контролю
Почва без удобрения	1,60	100,00
$N_{45}P_{60}K_{60}$	2,20	132,53
$N_{45}P_{60}K_{60}$ + B_2	4,15	188,63

Такое влияние подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ на динамику желтых пигментов в листьях клевера при оптимальном увлажнении хорошо объясняется, если принять во внимание участие каротиноидов в процессах обмена веществ. Как видно из табл. 49, подкормки сильно повысили количество семян на одно растение.

Большее содержание каротиноидов в листьях растений, получивших подкормку NPK, связано, очевидно, с усилением синтетических процессов, а не с задержкой оттока, ибо содержание желтых пигментов в головках этих растений было выше, чем в контроле во все фазы развития. Влияние бора выражалось в еще большем повышении интенсивности синтетических процессов в листьях в фазы розетки, стеблевания и бутонизации растений и в значительном усилении процессов оттока и превращения каротиноидов в фазе побурения головок клевера.

Меньшее содержание каротиноидов в головках растений, подкормленных бором, вызвано, по-видимому, более интенсивным использованием каротиноидов в процессах обмена веществ. Большее количество семян на одну головку подтверж-

дает, что процессы опыления и оплодотворения при наличии бора протекали более интенсивно.

В полевых условиях подкормки оказывают определенное влияние на динамику желтых пигментов в листьях и головках клевера (табл. 50).

Таблица 50

Содержание каротина и отношение углерода к азоту (C:N) в листьях клевера красного в зависимости от условий питания

(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1950 г. Почва — дерново-сильноподзоленная)

Фаза развития	Без удобрения		$N_{45}P_{60}K_{60}$		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	
	каротин	C:N	каротин	C:N	каротин	C:N
Розетка	55,80	1,47	96,26	1,82	122,40	1,63
Стеблевание	93,20	3,35	112,66	4,04	148,11	3,48
Головки 5 *мм*	96,96	1,84	90,30	1,82	153,71	2,89
» 10 *мм*	70,54	3.32	93,33	3,32	161,09	2 67
Хронологические средние	84,66	—	99,25	—	131,41	—

На светло-серой дерновой сильно оподзоленной почве весенняя подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$ повысила содержание каротина в листьях клевера во все фазы развития растений, кроме фазы головок в 5 *мм*. Отношение углерода к азоту, дающее представление об окислительно-восстановительном режиме растительных клеток, оказалось более высоким в листьях растений, получивших подкормку NPK, во все фазы развития клевера, кроме фазы бутонизации, когда отмечалось некоторое ослабление синтеза каротина. Намечается, следовательно, определенная зависимость интенсивности синтеза каротина от величины отношения C N, определяющего высоту окислительно-восстановительного потенциала.

Внесение бора (2 *кг/га*) по фону NPK еще больше повысило содержание каротина в листьях клевера, чем в случае внесения только NPK.

Повышенное содержание каротина в листьях подкормленных растений является, по нашему мнению, следствием усиления процессов синтеза каротина, ибо процессы, в которых потребляются каротиноиды (рост, генеративные процессы), протекали у подкормленных растений более интенсивно, чем у неподкормленных. К таким выводам приводит нас рассмотрение данных табл. 51.

Таблица 51

Урожай зеленой массы и семян клевера в зависимости от условий питания

(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1950 г.)

Вариант опыта	Сухая зеленая масса		Семена	
	г на одно растение	% к контролю	*г* на одно растение	% к контролю
Почва без удобрений	10,55	100	0,88	100
$N_{45}P_{60}K_{60}$ . .	9,93	94,12	1,09	123,86
$N_{45}P_{60}K_{60} + B_2$.	11,98	120,64	1,17	107,33

Повышение урожая зеленой массы у растений, подкормленных бором, свидетельствует об усилении ростовых процессов. Повышение количества семян заставляет предполагать, что и в процессах опыления и оплодотворения каротин у подкормленных растений играл более активную роль, чем у неподкормленных, что должно было сопровождаться усиленной тратой его. Повышенное содержание каротина в головках растений, подкормленных бором, свидетельствует о том, что под влиянием бора усиливается также мобилизация и отток каротина из листьев в головки.

Содержание каротина в пыльниках в зависимости от условий питания

(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1950 г.)

Вариант опыта	Каротин (в *мг* % к сырому веществу)
Почва без удобрения	11,00
$N_{45}P_{60}K_{60}$	10,71
$N_{45}P_{60}K_{60} + B_2$	12,58

Данные табл. 52 показывают положительное влияние бора на накопление каротина в пыльце.

На слабо выщелоченном черноземе (полевой опыт 1951 г. в колхозе «Борьба») весенняя подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$ мало изменила содержание каротиноидов в листьях в первой половине вегетационного периода, но заметно увеличила количество жел-

тых пигментов в фазы цветения и побурения головок клевера (табл. 53).

Внесение бора (2 *кг/га*) в полевых условиях повысило содержание каротиноидов в листьях клевера в первой половине вегетационного периода (за исключением фазы стеблевания) и заметно снизило количество каротиноидов в листьях в фазы цветения и побурения головок клевера (табл. 53). Положительное влияние подкормок на урожай зеленой массы и семян на данной почвенной разности показывает табл. 54.

На основании урожайных данных мы считаем, что отсутствие заметного накопления каротиноидов в листьях растений, подкормленных NPK, в фазы розетки, стеблевания и бутонизации явилось результатом более интенсивного течения процессов, связанных с расходом и оттоком каротиноидов. Положительное влияние бора выступает вполне отчетливо: в периоды преобладания ассимиляционных процессов над диссимиляционными (фазы розетки, бутонизации) бор повысил содержа-

Таблица 53

Содержание каротиноидов в листьях клевера красного в зависимости от условий питания
(в *мг* % к сухому веществу)

Фаза развития	Каротин			Ксантофилл			Сумма каротиноидов		
	без удобрения	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	без удобрения	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	без удобрения	$N_{45}P_{60}K_{60}$	$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$
Розетка	50,02	59,24	57,75	168,58	160,70	167,50	218,60	219,94	215,25
Стеблевание	77,91	77,90	75,43	234,16	232,27	199,29	312,07	310,17	274,72
Бутонизация	77,74	93,79	92,05	245,33	223,52	257,05	323,07	320,31	349,10
Цветение	99,62	112,97	98,89	239,82	301,69	287,01	339,14	414,66	385,90
Побурение цветочных головок	67,58	73,78	77,30	172,81	195,70	151,59	240,39	269,48	228,89
Хронологические средние в период положительного баланса	—	—	—	—	—	—	279,81	316,15	310,69
Хронологические средние в период отрицательного баланса	—	—	—	—	—	—	289,91	342,07	307,39

Таблица 54

Урожай зеленой массы и семян клевера красного в зависимости от условий питания

(полевой опыт в колхозе «Борьба», почва — выщелоченный чернозем; 1951 г.)

Вариант опыта	Вес сухой зеленой массы одного растения		Вес семян одного растения	
	г	% (к контролю)	*г*	% (к контролю)
Почва без удобрения	9,22	100	0,91	100
N_{45} P_{60} K_{60} .	10,38	112,58	1,21	132,96
N_{45} P_{60} K_{60} + B_2	13,50	130,05	1,67	138,01

ние каротиноидов в листьях; в периоды усиленного роста, связанного с повышенной тратой пластических и специфических веществ обмена, внесение бора усилило процессы транспортировки и превращения каротиноидов (фазы стеблевания, цветения и побурения головок).

4. ДИНАМИКА ВЕЩЕСТВ ГРУППЫ «БИОСА» В ЛИСТЬЯХ И ЦВЕТОЧНЫХ ГОЛОВКАХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК НА СОДЕРЖАНИЕ ВЕЩЕСТВ ГРУППЫ «БИОСА»

Перейдем теперь к рассмотрению динамики веществ группы «биоса» в листьях и цветочных головках клевера красного.

Как известно, термин «биос» был предложен для обозначения специфического активатора органической природы, который присутствует в экстрактах многих растительных и животных тканей и необходим для нормального размножения дрожжей. Далее стало известно, что подобного рода активаторы нужны для размножения не только дрожжей, но и многих других микроорганизмов. Исследования показали, что «биос» представляет собой смесь веществ, преимущественно витаминов. Различные микроорганизмы в разной степени нуждаются в отдельных веществах этого комплекса.

Используя индикаторные микроорганизмы, можно установить наличие «биоса» в растительных соках и его относительное содержание (по числу клеток индикаторного организма, в единице объема). Мы использовали в качестве индикаторного организма *Torula utilis*. Опыт Е. Н. Одинцовой (1940) показал, что этот микроорганизм не нуждается в биотине и пантотеновой кислоте, но не способен в достаточной степени синтезировать витамин B_1, поэтому данный витамин является

для него типичным активатором размножения. Таким образом, из веществ группы «биоса» *Torula utilis* является прежде всего и главным образом индикатором витамина B_1. Методика, которой мы пользовались в наших исследованиях, была уже описана ранее (Алексеев и Старцева, 1953).

Следует только отметить, что в растении часть веществ группы биоса находится в связанном виде. Поэтому для определения общего запаса в растении веществ этой группы (так называемого общего биоса) навеску растительного материала предварительно подьергают автолизу в течение 96 часов при температуре 25° и потом уже экстрагируют водой. Часть биоса, извлекаемая из растительного материала непосредственной водой, без предварительного автолиза, называется «свободным биосом» (табл. 55).

Таблица 55

Содержание веществ группы биоса в листьях клевера красного при оптимальном водоснабжении растений

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(вегетационный опыт 19 2 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
		общий	свободный
Розетка	3.VI	7,50	3,20
Стеблевание	13.VI	14,00	4,37
Бутонизация	26.VI	25,90	20,30
Цветение	7 VII	22,60	12,10
Побурение цветочных головок	23.VII	16,70	9,80

Как видно из данных табл. 55, при оптимальных условиях увлажнения содержание биоса в листьях возрастало до фазы бутонизации включительно. В дальнейшем содержание веществ группы биоса в листьях снижалось.

В табл. 56 показано содержание биоса в головках. Оно оказалось выше, чем в листьях (за исключением фазы цветения). Поскольку витамин B_1 (компонент биоса) синтезируется в зеленых частях растения, накопление его в цветочных головках обусловлено притоком из листьев.

При изучении динамики биоса в листьях клевера красного в полевых условиях (опыт 1952 г.) снижения содержания биоса в листьях во второй половине вегетационного периода не было установлено (табл. 57).

Содержание биоса в головках в полевых условиях было значительно выше, чем в условиях вегетационного опыта (табл. 58).

Таблица 56

Содержание веществ группы биоса в головках клевера красного при оптимальном водоснабжении растений

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(вегетационный опыт 1952 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
		общий	свободный
Бутонизация	26.VI	26,20	18,40
Цветение	7.VII	17,40	14,10
Побурение цветочных головок	23.VII	21,20	—

Таблица 57

Содержание веществ группы биоса в листьях клевера красного

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(полевой опыт в колхозе «Борьба», 1952 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
		общий	свободный
Розетка	3.VI	8,85	5,20
Стеблевание	17.VI	14,40	7,20
Бутонизация	2.VII	19,60	9,80
Цветение	9.VII	21,90	15,40
Побурение цветочных головок	23.VII	30,00	18,90

Таблица 58

Содержание веществ группы биоса в цветочных головках клевера красного

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(полевой опыт в колхозе «Борьба», 1952 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
		общий	свободный
Бутонизация	2.VII	36,73	32,65
Цветение	9.VII	31,00	23,30
Побурение цветочных головок	23.VII	23,60	10,60

Эти отличия динамики биоса в листьях и головках в полевых условиях были, очевидно, связаны с недостаточным водоснабжением клевера в указанное время (9—23 июля).

Более высокое, чем в условиях вегетационного опыта, содержание биоса в листьях и головках в засушливый период свидетельствует о замедленном использовании веществ группы биоса в процессах обмена веществ.

Детальная возрастная динамика биоса была изучена в 1951 г. в полевом опыте (табл. 59).

Таблица 59

Содержание веществ группы биоса в листьях клевера красного

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(полевой опыт в колхозе «Борьба», 1951 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
		общий	свободный
Розетка	21.V	5,06	2,71
Начало стеблевания	30.V	1,69	0,79
Разгар стеблевания	11.VI	2,29	1,43
Конец стеблевания	19.VI	6,17	2,73
Цветочные головки 5 *мм*	29.VI	8,37	3,75
Цветочные головки 10 *мм*	4.VII	8,05	2,97
Цветение	13.VII	7,29	3,41

Как и в 1952 г., максимальное содержание биоса было отмечено в фазе бутонизации. Дополнительно взятые пробы (фазы начала и конца стеблевания) позволили выявить снижение содержания биоса в начале стеблевания. Это, вероятно, вызвано оттоком веществ группы биоса к точкам роста стеблей. Как известно, способность биоса активировать клеточное деление — одно из характерных его свойств.

Динамика биоса в цветочных головках представлена на табл. 60.

Развитие головок, формирование в них репродуктивных органов и развитие семян происходило в период недостаточного увлажнения (табл. IV — см. приложение). Непрерывное снижение биоса в головках в этих условиях объясняется, очевидно, превышением процессов расхода этих веществ над поступлением их.

Исследования 1950 г., проведенные с клевером первого года жизни, показали, что динамика веществ группы биоса и

Таблица 60

Содержание веществ группы биоса в цветочных головках клевера красного

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(полевой опыт в колхозе «Борьба», 1951 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
		общий	свободный
Цветочные головки 5 *мм*	29.VI	16,10	15,60
Цветочные головки 10 *мм*	4.VII	12,70	7,87
Цветение .	13.VII	8,99	7,03
Побурение цветочных головок	24.VII	4,30	0,16

Таблица 61

Содержание веществ группы биоса в листьях и головках клевера красного третьего года жизни

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1950 г.)

Орган	Фаза развития	Дата взятия проб	Биос	
			общий	свободный
Листья	Розетка .	26.V	1,24	0,76
	Начало стеблевания	7 VI	2,58	1,27
	Конец стеблевания	19.VI	5,99	2,94
	Головки 5 *мм*	22.VI	6,70	2,17
	10 *мм* .	3.VII	3,61	1,68
Головки	Головки 5 *мм*	22.VI	15,32	8,48
	„ 10 *мм*	3.VII	25,52	16,34
	Побурение головок	26.VII	22,30	14,09

основных чертах аналогична описанной у клевера второго года жизни (табл. 61).

Установлено высокое содержание биоса в завязях и пыльце (табл. 62).

Интересен факт снижения содержания веществ группы биоса в завязях в период, следующий непосредственно за опылением. В развивающихся семенах количество биоса — как общего, так и свободного — резко возрастало.

Подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}$ с бором (2 *кг/га*) при оптимальном увлажнении (вегетационный опыт 1952 г.) повыси-

ли содержание «биоса» в головках клевера красного. Так, например, активность веществ группы «биоса» в головках в фазе побурения возросла под влиянием подкормки NPK с 21,2 до

Таблица 62

Содержание веществ группы биоса в репродуктивных органах клевера красного третьего года жизни

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)

(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1950 г.)

Фаза развития цветочных головок	Дата взятия проб	Контроль		$N_{45}P_{60}K_{60}$		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	
		Биос					
		общий	свободный	общий	свободный	общий	свободный
Нераскрывшиеся цветки (завязи)	15.VII	17,60	12,57	18,18	7,40	20,55	13,55
Раскрывшиеся цветки (завязи)	15.VII	11,66	7,78	12,58	7,48	21,26	12,74
Побурение цветочных головок (завязи)	16.VII	22,80	14,09	23,33	18,32	26,76	23,32
Нераскрывшиеся цветки (пыльца)	15.VII	14,10	10,86	18,93	10,92	20,87	17,39

40,8, а под влиянием NPK+B — до 49,5 млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды.

Накопление биоса в цветочных головках подкормленного клевера может рассматриваться как результат более интенсивного его притока из листьев, а не замедленного использования.

Положительное влияние подкормок $N_{45}P_{30}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+$ $+B_2$ на накопление биоса в головках проявилось и в полевых условиях опыта 1951 г. (табл. 63).

И в этом случае содержание биоса оказалось повышенным в листьях подкормленного клевера.

Более высокие урожаи сена и семян у подкормленных растений (см. табл. 54) позволяют объяснить повышенное содержание биоса в их листьях и головках как следствие усиления синтеза этих веществ, а не замедления их использования.

Как указывалось в гл. I, подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+$ $+B_2$ в 1951 г. увеличили содержание растворимых сахаров в листьях клевера в периоды положительного углеводного баланса. Подкормки увеличили также содержание растворимых углеводов в цветочных головках. Возможно, что указанные подкормки влияют на углеводный обмен через воздействие на про

Содержание веществ группы биоса в листьях и головках клевера красного (полевой

Фаза развития	Дата взятия проб	Листья			
		контроль		$N_{45}P_{60}K_{60}$	
		общий	свободный	общий	свободный
Розетка	2.IV	5,06	2,71	4,87	2,65
Начало стеблевания	30.V	1,69	0,79	1,40	1,21
Разгар стеблевания	11.VI	2,29	1,43	3,09	1,54
Конец стеблевания	19.VI	6,17	2,73	10,39	6,66
Цветочные головки 5 *мм*	29.VI	8,37	3,75	12,45	6,80
Цветочные головки 10 *мм*	4.VII	8,05	2,97	9,56	3,90
Цветение	13.VII	7,29	3,41	7,85	4,99
Побурение цветочных головок	24.VII	—	—	—	—

дукцию биоса в листьях клевера. Как известно, витамину B_1 приписывается активная роль в углеводном обмене растений.

Таблица 64

Содержание веществ группы биоса в листьях и головках клевера красного третьего года жизни

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)

(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1950 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Контроль		$N_{45}P_{60}K_{60}$		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	
		Биос					
		общий	свободный	общий	свободный	общий	свободный
		Листья					
Розетка	26.V	1,24	0,76	1,93	1,10	2,72	1,04
Начало стеблевания	7 VI	2,58	1,27	3,87	1,51	7,89	2,14
Конец стеблевания	19.VI	5,99	2,94	4,87	2,40	2,92	2,34
Головки 5 *мм*	22.VI	6,70	2,17	7,55	2,73	2,67	1,32
» 10 *мм*	3.VII	3,61	1,68	4,84	2,05	2,90	1,52
		Головки					
Головки 5 *мм*	22.VI	15,32	8,48	19,29	16,16	20,63	18,28
» 10 *мм*	3.VII	15,52	16,34	29,72	19,60	29,12	25,62
Побурение цветочных головок	26.VII	22,30	14,09	23,33	18,32	26,76	23,32

Таблица 63

второго года жизни (в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды) опыт 19[illegible]1 г.)

$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$		Головки					
		контроль		$N_{45}P_{60}K_{60}$		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	
Биос							
общий	свободный	общий	свободный	общий	свободный	общий	свободный
5,90	2,60	—	—	—	—		
1,92	1,24	—	—	—	—	—	
3,39	2,00	—	—	—	—	—	—
7,70	2,08	—	—	—	—	—	—
9,80	4,22	16,10	15,50	21,[illegible]0	17,10	21,40	20,40
8,10	6,40	12,70	7,87	13,70	5,56	19,90	8,55
8,10	5,44	8,99	7,03	11,25	5,64	14,43	5,64
—	—	4,30	0,16	6,51	0,18	3,80	0,22

Аналогичное действие подкормок $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+$ $+B_2$ на обмен веществ группы биоса было установлено и для листьев и головок клевера третьего года жизни (полевой опыт 1950 г., табл. 64).

Таблица 65

Содержание биоса в репродуктивных органах клевера красного

(в млн. клеток *Torula utilis* на 1 *мл* среды)
(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 19 0 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Вариант опыта	Пыльца		Завязи		Семена	
			Биос					
			общий	свободный	общий	свободный	общий	свободный
Нераскрывшиеся цветки	15. VI	Контроль	14,10	10,86	17,60	12,57	—	—
		$N_{45}P_{60}K_{60}$	18,93	10,92	18,18	7,40	—	—
		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	[illegible]0,87	17,39	20,55	13,55	—	—
Раскрывшиеся цветки	15. VI	Контроль	—	—	11,61	7,78	—	—
		$N_{45}P_{60}K_{60}$	—	—	12,58	7,48	—	—
		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	—	—	21,26	12,74	—	—
Побуревшие цветки	26. VII	Контроль	—	—	—	—	14,09	22,20
		$N_{45}P_{60}K_{60}$	—		—	—	18,32	23,33
		$N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$	—	—	—	—	23,32	20,70

Повышенное содержание веществ группы биоса было установлено и непосредственно в репродуктивных органах (пыльце и завязях) подкормленных растений (табл. 65).

Повышенным оно оставалось и в вызревающих семенах.

5. ДИНАМИКА АУКСИНОВ В ЛИСТЬЯХ И ЦВЕТОЧНЫХ ГОЛОВКАХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМОК НА СОДЕРЖАНИЕ АУКСИНОВ

Результаты изучения динамики ауксинов в листьях и головках клевера красного были опубликованы ранее (Алексеев и Старцева, 1950), поэтому ограничимся изложением лишь основных положений.

Рассмотрим содержание ауксинов в разных органах клевера красного в течение вегетационного периода (табл. 66).

Таблица 66

Содержание ауксинов в разных органах клевера красного
(в γ на 100 *г* сырого вещества)
(полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1949 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Листья	Цветочные головки	Завязи	Пыльца
Цветочные головки 5–10 *мм*	28. V	1,83	0,22		—
Бутонизация	7. VII		—	1,83	18,33
Цветение	10. VII	2,85	—	33,30	33,33
Побурение цветочных головок	20. VII	—	—	156,70	—

Как видно из табл. 66, содержание ауксинов в молодых цветочных головках было очень низким. При дальнейшем развитии цветов оно быстро повышалось как в завязях, так и особенно в пыльце. Резкое повышение содержания ауксинов в завязях, начиная с периода цветения, несомненно, было связано с оплодотворением. Пыльца значительно богаче ауксинами, чем завязи. Некоторое количество ауксинов вводится в завязи из пыльцы в процессе оплодотворения. Кроме того, как известно, после оплодотворения усиливается продукция ауксинов в самих завязях за счет деятельности семяпочек.

Из данных табл. 66 можно сделать вывод об оттоке ауксинов из листьев в цветочные головки: в первой пробе содержание ауксинов было выше в листьях (где, согласно современным

представлениям, и происходит их синтез), а во время цветения содержание ауксинов в завязях и пыльце значительно превосходило содержание их в листьях.

Низкое содержание ауксинов в листьях и завязях клевера летом 1949 г. было вызвано почвенной засухой. Это могло быть одной из причин частичного бесплодия клевера летом 1949 г.

Влияние подкормки NPK на продукцию ауксинов в разных органах клевера красного представлено в табл. 67.

Таблица 67

Содержание ауксинов в различных органах клевера красного, получившего две подкормки NPK

(в γ на 100 г сырого вещества, полевой опыт на ферме № 2 Казанского сельскохозяйственного института, 1949 г.)

Фаза развития	Дата взятия проб	Листья	Цветочные головки	Завязи	Пыльца
Цветочные головки 5—10 *мм*	28. VI	1,83	1,83	—	—
Бутонизация	7. VII	—	—	3,40	33,33
Цветение	10. VII	1,83	—	134,00	33,33
Побурение цветочных головок	20. VII	—	—	7,40	—

Растения получили две подкормки: $N_{20}P_{30}K_{30}$ ранней весной и $N_{20}P_{30}K_{30}$ перед бутонизацией.

Из сопоставления данных табл. 68 и 69 можно сделать вывод, что подкормка NPK повысила содержание ауксинов в цветочных головках, завязях и пыльце клевера.

Согласно современным представлениям, ауксины влияют на водный и питательный режимы тех частей растения, где они накапливаются. Основная их функция,— пишет Н. А. Максимов (1946),— это вызывать приток воды и питательных веществ к месту их воздействия, что неминуемо сопровождается оттоком этих веществ от других органов и частей растений. Произведем сопоставление полученных нами данных по водному и питательному режимам цветочных головок контрольного клевера и клевера, получившего две указанные выше подкормки NPK (табл. 68).

Из данных табл. 68 видно, что повышенное содержание ауксинов в цветочных головках клевера, получившего подкормки NPK, вызвало некоторое улучшение водного и питательного режимов цветочных головок и завязей, что и сказалось на повышении числа зрелых семян, приходящихся на одну головку.

Таблица 68

Некоторые показатели водного и питательного режимов цветочных головок контрольного клевера и клевера, получив его две подкормки NPK

Вариант опыта	Ауксины в завязях в фазе цветения (в γ на 100 г сухого вещества)	Вода в головках в фазе цветения (в % к сырому веществу)	Растворимые углеводы (сумма сахаров) в головках в фазе цветения (в % к сухому веществу)	Азот в головках (в мг на 100 г сухого вещества): общий (в фазе цветения)	Азот в головках (в мг на 100 г сухого вещества): белковый (в фазе побурения головок)	Число семян в одной головке
Контроль	33,3	71,0	20,1	32,1	20,9	24,9
Подкормка NPK	133,3	74,3	21,2	34,5	29,1	34,4

Динамике ауксинов придавали значение в создании морозоустойчивости растений. И. М. Васильев (1956) приводит новую точку зрения И. И. Туманова, согласно которой бо́льшая роль в создании морозоустойчивости растений принадлежит не запасным пластическим веществам, а физиологически активным веществам — ауксинам. Для повышения морозостойкости растущих частей растения нужно, чтобы физиологически активные вещества перешли в инактивное состояние или оттекли в другие части растения. Этот процесс нормально протекает осенью, с прекращением роста. «В какой мере правильны эти представления И. И. Туманова о морозостойкости растений, покажет будущее»,— пишет И. М. Васильев и добавляет: «Полученные к настоящему времени факты и подтверждают и опровергают их» (стр. 158).

6. ДИНАМИКА АУКСИНОВ В КОРНЕ И НАДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ КЛЕВЕРА КРАСНОГО В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Представляло несомненный интерес исследовать динамику ауксинов в зимующих частях клеверного растения. Такое исследование было проведено на кафедре физиологии растений Казанского университета И. А. Тарчевским (1955). Опыты проводились в течение двух лет (1951 и 1952 гг.) и дали совпадающие результаты. Поэтому приводим только данные 1952 г.

Опыт проведен с клевером третьего года жизни на дерново-подзолистой почве легкого механического состава. В одном варианте опыта растениям второго года жизни после скашивания осенью была дана подкормка $P_{30}K_{30}$. В другом варианте растениям была дана подкормка $P_{30}N_{45}$. Ауксины извлека-

лись из корневой и надземных частей клевера по методу Н. И. Якушкиной (1947). Количественное определение ауксинов в вытяжках проводилось по методу А. Н. Бояркина (1947). Полученные нами данные приведены в табл. 69.

Таблица 69

Моментный ряд динамики содержания ауксинов в клевере красном в осенне-зимний период 1952/53 г.

(в γ 2,4-Д на 1 *г* сырого вещества)
По И. А. Тарчевскому (1955)

Вариант опыта	1952			1953	
	18. X	18. XI	18. XII	24. I	17. II
Надземные части					
Контроль (без подкормки)	668,8	4,4	2,5	0,7	64,8
Подкормка $P_{30}K_{30}$	25,4	2,6	2,1	0,6	81,6
Подкормка $P_{30}N_{45}$	642,1	631,9	0,8	—	7,4
Корни					
Контроль (без подкормки)	695,9	—	,9	0,6	331,3
Подкормка $P_{30}K_{30}$	46,5	2,4	2,1	7,3	102,6
Подкормка $P_{30}N_{45}$	674,6	665,9	3,6		10,3

На основании данных табл. 69 можно сделать вывод, что одним из процессов, характеризующих осеннее закаливание растений, является уменьшение в них содержания ауксинов. Этот вывод находится в полном соответствии с представлением И. И. Туманова. Однако данные табл. 69 не подтверждают предположения о транспортировке ауксинов с приближением зимы из надземных частей растений в корни: изменение содержания ауксинов шло в одинаковом направлении как в надземных частях, так и в корне. Обе подкормки снизили содержание ауксинов, но влияние подкормки PN проявилось значительно позднее. Подкормленные растения перезимовали полностью, контрольные — выпали на 19%.

ВЫВОДЫ

1. При оптимальном водоснабжении растений динамика каротиноидов в листьях клевера красного изображается графически одновершинной кривой с максимумом в фазе бутонизации. Оптимальные условия водоснабжения растений стимулируют образование желтых пигментов в листьях клевера в периоды розетка — стеблевание и стеблевание бутонизация и усиливают отток и использование их в периоды бутонизация —

цветение и отцветение — побурение головок. Такая динамика желтых пигментов в листьях клевера является оптимальной для растения.

2. Засуха удлиняет период положительного баланса в динамике каротиноидов в листьях клевера красного, что объясняется замедлением оттока из листьев в связи с уменьшением интенсивности ростовых процессов и процессов опыления и оплодотворения.

3. Повышенное содержание каротиноидов в цветочных головках клевера красного в период созревания семян (фаза побурения головок) должно рассматриваться как ненормальное явление.

4. Подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$, данная весной по отрастающему клеверу красному второго года жизни, на всех исследованных типах почв стимулирует синтез каротиноидов в листьях клевера красного. Бор (2 *кг/га*) на фоне $N_{45}P_{60}K_{60}$ еще более активизирует синтетические процессы в листьях клевера, значительно усиливает процессы мобилизации и оттока желтых пигментов из листьев. Эти изменения в динамике желтых пигментов в листьях подкормленных растений сопровождаются значительным повышением урожая семян и зеленой массы.

5. Динамика веществ группы «биоса» при оптимальных условиях водоснабжения клевера красного может быть выражена одновершинной кривой с максимумом в фазе бутонизации.

6. Динамика веществ группы «биоса» в листьях клевера красного третьего года жизни аналогична таковой в листьях клевера второго года жизни.

7. Весенние подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$ приводят к стимуляции синтеза веществ группы «биоса» в листьях клевера красного и оттока их к местам потребления, т. е. к растущим частям растения. Такое действие подкормок было установлено в условиях различного водоснабжения.

8. Действие весенних подкормок, стимулирующее синтез и отток каротиноидов и «биоса», было установлено также в отношении ауксинов. Осенние подкормки (после укоса) снижали содержание ауксинов в корне и надземных частях растений клевера красного в зимнее время.

ГЛАВА V

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

1. ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ПЕРВОГО ГОДА ЖИЗНИ. ВЛИЯНИЕ ПОКРОВНОЙ КУЛЬТУРЫ

Водный режим растения находится в тесной зависимости от обмена веществ и условий питания растения (Алексеев и Гусев, 1957). Данные о водном режиме листьев клевера первого года жизни имеются в работе Л. А. Шишкиной (1956). В табл. 70 приведены результаты вегетационного опыта, взятые из работ Шишкиной, в котором клевер выращивали в условиях разной почвенной влажности: 60, 50 и 40% полной влагоемкости почвы. Целью опыта было выяснение реакции клевера на разные условия водного режима почвы.

Л. А. Шишкина отмечает следующие возрастные изменения показателей водного режима листьев клевера первого года жизни при оптимальном водоснабжении (60% полной влагоемкости почвы): снижение с возрастом растения содержания общей воды, всей связанной и коллоидно связанной воды и повышение величины осмотического давления клеточного сока листьев. Уменьшение с возрастом растений количества общей, связанной и коллоидно связанной воды в листьях объясняется происходящими при старении растения коллоидно химическими изменениями: снижением водопоглощающей и водоудерживающей способности коллоидов листьев (Алексеев, 1942).

Повышение осмотического давления клеточного сока с возрастом связано как с уменьшением общего запаса воды в листьях, так и с увеличением содержания осмотически активных веществ.

Подобный ход изменений показателей водного режима отмечается многими авторами и для других культур. Ухудшение водоснабжения клевера (50% полной влагоемкости почвы)

Таблица 70

Показатели водного режима листьев клевера в условиях разного водоснабжения

(на 5 *г* сырого вещества пробы)
(вегетационный опыт 1952 г.)
По данным Л. А. Пушкиной (1956)

Дата взятия проб	Вариант опыта (влажность почвы в % к полной влагоемкости)	Сухое вещество навески (в *г*)	Общее содержание воды (в *г*)	Свободная вода (в *г*)	Общее содержание связанной воды, (в *г*)	Осмотически связанная вода (в *г*)	Коллоидно-связанная вода		Осмотическое давление клеточного сока (в *атм*)
							г	% к сухому веществу	
16. VII (на 46-й день от начала вегетации)	60*	0,78	4,22	2,33	1,89	0,04	1,85	237,2	0,60
	50	0,88	4.12	2,04	2,08	0,07	2,01	228,4	1,21
	40	1,50	3,50	1,85	1,65	0,82	0,83	55,3	16,84
2. VIII (на 63-й день от начала вегетации)	60*	0,93	4,07	2,45	1,62	0,14	1,48	159,1	2,41
	врем. засуха (60 %)	1,25	3,75	2,03	1,72	0,38	1,34	107,4	7,21
	50	1,04	3,96	2,15	1,81	0,21	1,60	152,9	3,65
12. VIII (на 72-й день от начала вегетации)	60*	0,98	4,02	2,58	1,44	0,17	1,27	129,6	3,13
	после засухи	1,15	3,85	2,30	1,55	0,28	1,33	115,7	4,10
30. VIII (на 91-й день от начала вегетации)	60*	1,05	3,95	2,72	1,0	0,20	1,00	95,2	3,62
	50	1,15	3,85	2,27	1,58	0,22	1,37	119,7	4,10

* Этот вариант опыта — контроль.

приводит к уменьшению содержания общей и свободной воды и к повышению количеств коллоидно и осмотически связанной воды и величины осмотического давления клеточного сока в листьях клевера.

Аналогичные изменения водного режима наблюдались и у растений при жестких условиях водоснабжения (40% полной влагоемкости почвы), с той лишь разницей, что содержание связанной и коллоидно связанной воды резко снизилось, а осмотическое давление клеточного сока сильно повысилось.

Временная засуха, которой подверглись растения на 63-й день от начала вегетации, вызвала сильное обезвоживание листьев, повысив одновременно содержание в них связанной воды. Увеличение содержания связанной воды в листьях растений, перенесших засуху, произошло вследствие повышения количества осмотически связанной воды, тогда как содержание коллоидно связанной воды было несколько ниже, чем в листьях

контрольных растений. Повышение содержания осмотически связанной воды под воздействием засухи было связано с возрастанием величины осмотического давления в них.

Засуха, перенесенная клевером, оказала длительное последействие на водный режим листьев (проба от 12 августа). Оно выразилось в более низком, чем в листьях контрольных растений, содержании общей и свободной воды, повышенном количестве связанной воды и более высоком осмотическом давлении.

Таблица 71

Показатели водного режима листьев клевера первого года жизни под разным покровом

(на 5 г сырого вещества)
(полевой опыт 1951 г)
По данным Л. А. Шишкиной (1956)

Дата взятия проб	Вариант опыта	Сухое вещество навески (в г)	Общее содержание воды (в г)	Свободная вода (в г)	Содержание связанной воды (в г)	Осмотически связанная вода (в г)	Колоидно связанная вода: г	Колоидно связанная вода: % к сухому веществу	Осмотическое давление клеточного сока (в атм)
7—9. VII	Беспокровный посев	1,18	3,82	1,01	2,81	0,28	2,52	213,6	5,42
	Под овсом	1.41	3,59	1,49	2,10	0,32	1,78	126,2	6,54
	Под озимой рожью	1,48	3,52	1,27	2,25	0,28	1,97	133,1	5,78
26—28. VII	Беспокровный посев	1,02	3,98	0,87	3,11	0,17	2,94	288,2	3,01
	Под овсом	1,10	3,90	1,01	2,89	0,17	2,72	247,3	3,05
	Под озимой рожью	1,16	3,84	0,93	2,91	0,13	2,78	239,7	2,41
8—10. VIII	Беспокровный посев	1,23	3,77	0,79	2,99	0,23	2,76	224,4	4,36
	Под овсом	1,26	3,74	0,96	2,78	0,36	2,42	192,1	6,87
	Из-под озимой ржи	1,20	3,80	0,90	2,90	0,07	2,83	295,8	1,45
23—25. VIII	Беспокровный посев	1,53	3,47	0,52	2,95	0,60	2,35	153,6	12,49
	Из-под овса	1,51	3,49	0,73	2,76	0,70	2,04	139,1	14,44
	Из-под озимой ржи	1,48	3,52	0,68	2,84	0,47	2,37	160,1	9,64
21—23. IX	Беспокровный посев	1,44	3,56	0,71	2,85	0,57	2,28	158,3	11,62
	Из-под овса	1,40	3,60	0,86	2,74	0,48	2,26	161,4	9,59
	Из-под озимой ржи	1,34	3,60	0,88	2,78	0,46	2,32	173,1	9,04

В полевых условиях водный режим листьев клевера первого года жизни исследовался в 1951 и 1952 гг.

С первой декады июня 1951 г. до начала сентября (за исключением второй половины июля) и в 1952 г. со второй половины июня до второй половины августа (за исключением первой

Таблица 72

Хронологические средние показатели водного режима листьев клевера в 1951 и 1952 гг.

(на 5 *г* сырого вещества)

По данным Л. А. Шишкиной (1956)

Вариант опыта	1951 г.				1952 г.			
	общее содержание воды (в *г*)	свободная вода (в *г*)	коллоидно связанная вода (в *г*)	осмотическое давление клеточного сока (в *атм*)	общее содержание воды (в *г*)	свободная вода (в *г*)	коллоидно связанная вода (в *г*)	осмотическое давление клеточного сока (в *атм*)
Беспокровный посев	3,89	0,90	254,0	4,00	4,16	1,43	184,7	4,17
Под овсом	3,77	1,14	169,2	4,86	—	—	—	—
„ озимой рожью	3,77	1,00	213,5	3,22	3,56	1,49	117,4	12,41
„ яровой пшеницей	—	—	—	—	3,59	1,60	99,5	11,57
„ озимой пшеницей	—	—	—	—	3,45	1,53	71,0	12,93

Примечание. Полевые опыты: 1951 г. — за период с 7. VII по 10. VIII, 1952 г. — за период с 4. VII по 16. VIII.

декады июля) влажность почвы была на уровне коэффициента завядания.

Водный режим листьев клевера красного первого года жизни в значительной степени зависел от покровной культуры, влиявшей на водоснабжение клеверных растений.

Таблица 73

Коэффициенты корреляции, характеризующие степень сопряженности показателей водного режима листьев клевера с содержанием в них разных форм азота

По Л. А. Шишкиной (1956)

Дата взятия пробы	Показатель водного режима	Азот		
		общий	белковый	растворимый
21. VII	Вся связанная вода	0,94	0,93	0,90
	Коллоидно связанная вода	0,97	0,99	0,80
	Осмотическое давление	—0,72	—0,80	—0,45
16. VIII	Вся связанная вода	0,89	0,84	0,79
	Коллоидно связанная вода	0,94	0,91	0,78
	Осмотическое давление	—0,96	—0,97	—0,76
19. IX	Вся связанная вода	—0,32	0,63	0,58
	Коллоидно связанная вода	0,05	0,62	0,31
	Осмотическое давление	—0,87	0,12	0,66

Как видно из табл. 71 и 72, покровные культуры вызывали обеднение листьев клевера водой. При этом уменьшалось содержание связанной воды, количество же свободной воды в листьях подпокровного клевера было выше, чем в листьях беспокровного. Л. А. Шишкина объясняет повышенное содержание свободной воды в листьях клевера под покровом более низкой, по сравнению с беспокровными растениями, транспирацией.

Таблица 74

Коэффициенты корреляции, характеризующие степень сопряженности показателей водного режима листьев клевера с содержанием в них разных форм фосфора

По данным Л. А. Шишкиной (1956)

Дата взятия пробы	Показатель водного режима	Фосфор		
		общий	органический	неорганический
21. VII	Вся связанная вода	0,78	0,50	0,61
	Коллоидно связанная вода	0,78	0,48	0,22
	Осмотическое давление	—0,54	—0,27	—0,63
16. VIII	Вся связанная вода	0,44	0,35	0,91
	Коллоидно связанная вода	0,58	0,48	0,91
	Осмотическое давление	—0,79	—0,71	—0,84
19. IX	Вся связанная вода	0,99	0,73	—0,54
	Коллоидно связанная вода	0,99	0,91	—0,77
	Осмотическое давление	0,29	—0,69	0,83

Л. А. Шишкиной (1956) установлено наличие корреляционных взаимосвязей между количеством всей связанной и коллоидно связанной воды в листьях клевера первого года жизни и содержанием в них азотистых и фосфорных соединений: общего, белкового, растворимого азота, общего и органического фосфора (табл. 73, 74).

2. ВОДНЫЙ РЕЖИМ ЛИСТЬЕВ КЛЕВЕРА КРАСНОГО ВТОРОГО ГОДА ЖИЗНИ. ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ. СВЯЗЬ ВОДНОГО РЕЖИМА ЛИСТЬЕВ С ОБМЕНОМ ВЕЩЕСТВ

Возрастные изменения водного режима листьев клевера красного второго года жизни изучались в 1955 г. в колхозе «Борьба». Они оказались аналогичными отмеченным выше изменениям у клевера первого года жизни.

Таблица 75

Динамика некоторых показателей водного режима листьев клевера красного второго года жизни

Дата взятия проб	Вари	Фаза развития	Содержание сухого вещества в 5 *г* навески листьев	Содержание воды в 5 *г* навески, выраженное в *г*					Коллоидно связанная вода (в % к сухому веществу)	Осмотическое давление клеточного сока (в *атм*)	Сосущая сила листьев (в *атм*)	Влажность почвы (в %)
				общая	свободная	связанная	осмотически связанная	коллоидно связанная				
16. VI	Контроль	Стеблевание	1,07	3,93	1,10	2,83	0,64	2,19	204,7	11,56	2,64	16,45
14. VII		Бутонизация	1,26	3,74	1,30	2,44	0,69	1,75	138,8	13,24	2,91	14,44
28. VII		Цветение	1,43	3,57	1,50	2,07	0,67	1,40	97,9	13,48	2,64	12,82
8. VIII		Побурение цветочных головок . . .	1,58	3,42	2,00	1,42	0,83	0,59	37,4	17,45	15,99	9,18
16. VI	Контроль	Стеблевание	1,07	3,93	1,10	2,83	0,64	2,19	204,7	11,56	2,64	15,05
14. VII		Бутонизация	1,19	3,81	1,60	2,21	0,68	1,53	128,5	12,88	1,32	21,97
28. VII	+ полив	Цветение	1,36	3,64	1,60	2,04	0,61	1,43	105,1	12,04	2,64	11,91
8. VIII		Побурение цветочных головок . . .	1,42	3,58	2,60	0,98	0,78	0,20	14,1	15,64	12,69	11,15
16. VI		Стеблевание	1,09	3,91	0,80	3,11	0,60	2,53	230,2	11,08	2,38	17,02
14. VII	$P_{60}K_{60}+$	Бутонизация	1,20	3,80	1,25	2,55	0,92	1,63	135,8	17,45	2,91	13,14
28. VII	$+B_2$	Цветение	1,30	3,70	1,20	2,50	0,74	1,76	135,3	14,45	2,64	11,18
8. VIII		Побурение цветочных головок . . .	1,40	3,60	2,00	1,60	0,96	0,10	7,15	19,26	15,99	9,53
16. VI	$P_{60}K_{60}+$	Стеблевание	1,09	3,91	0,80	3,11	0,60	2,53	230,2	11,08	2,38	17,24
14. VII	$+B_2+$	Бутонизация	1,20	3,80	2,00	1,80	0,89	0,91	75,8	16,85	2,64	21,17
28. VII	+ полив	Цветение	1,29	3,71	1,40	2,31	0,83	1,48	114,7	16,25	2,64	11,68
8. VIII		Побурение цветочных головок	1,47	3,53	2,60	0,93	0,85	0,08	,51	17,45	14,31	7,49

В табл. 75 показано изменение некоторых показателей водного режима листьев клевера красного.

Общее содержание воды в листьях с возрастом снижается. Как видно из табл. 75, это происходит вследствие снижения содержания связанной воды, причем количество свободной воды увеличивается.

Содержание всей связанной воды за период стеблевание – побурение венчиков уменьшается в 2 раза. С возрастом растения наиболее интенсивно идет убыль содержания коллоидно связанной воды. За указанный период количество коллоидно связанной воды уменьшается в 4 раза.

Уменьшение с возрастом растения содержания связанной коллоидами воды вызвано, как показывают наши данные, не столько уменьшением количества коллоидов (о нем можно приближенно судить по изменению сухого веса листьев — табл. 75), сколько снижением степени их гидратации. Степень гидратации уменьшилась в 5,5 раза. Содержание коллоидно связанной воды, по данным корреляционного анализа, обнаруживает положительную сопряженность с количествами белкового азота и органического фосфора. Это показано в таблице 76. Подобная связь отмечается и в работах А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1957).

Таблица 76

Коэффициенты корреляции между количеством коллоидно-связанной воды и содержанием некоторых веществ в листьях клевера красного

(опыт в колхозе «Борьба» 1955 г.)

Вариант опыта	Фосфор		Азот	
	органический	органический*	белковый	небелковый
Контроль	0,56	0,91	0,58	—0,69
Контроль + полив	0,92	0,99	0,71	—0,21
$P_{60}K_{60}$	0,67	0,95	0,83	—0,32
$P_{60}K_{60}$+ полив	0,95	0,98	0,87	—0,79

* При постоянной величине количеств минерального фосфора (частный коэффициент корреляции).

Табл. 75 показывает, что коллоидно связанная вода составляла в первую половину вегетационного периода основную часть всей связанной воды листьев; однако с возрастом растения соотношение осмотически и коллоидно связанной воды изменилось в пользу первой, так что в фазе побурения венчиков количественно преобладала уже вода, связанная осмотически

В течение первых трех фаз развития клевера красного содержание осмотически связанной воды почти не менялось, что объясняется хорошим увлажнением растений. По этой же причине слабо возрастали осмотическое давление клеточного сока и сосущая сила листьев клевера (табл. 75). Лишь в фазе побурения венчиков наблюдалось довольно резкое повышение этих показателей водного режима. Сосущая сила в этот период почти достигала величины осмотического давления клеточного сока, тогда как в первую половину вегетационного периода осмотическое давление в 4,5—5 раз превышало сосущую силу листьев.

3. ВЛИЯНИЕ ПОЛИВА И ПОДКОРМОК НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

Остановимся на рассмотрении влияния полива на показатели водного режима листьев клевера.

В условиях 1955 г. полив привел к незначительному повышению содержания общей воды в листьях клевера.

Как видно из табл. 74, под действием полива изменилось соотношение свободной и связанной воды в пользу первой вследствие уменьшения содержания коллоидно связанной воды. Вместе с тем необходимо отметить, что уменьшение содержания связанной воды и увеличение количества свободной воды в листьях подкормленных растений под влиянием полива выражено более резко, чем в листьях контрольных растений. Так, количество свободной воды, появившееся в результате полива, в листьях подкормленных растений в 2,5 раза превышало соответствующее количество свободной воды в листьях контрольных растений, а убыль связанной воды в 3 раза превосходила убыль ее в листьях неподкормленного клевера.

Более интенсивное освобождение связанной воды в листьях подкормленных растений под влиянием полива по сравнению с соответствующими изменениями в листьях контрольного клевера (табл. 75) связано с меньшим содержанием в первом случае гидрофильных коллоидов, в частности белков и органического фосфора (табл. 77). Это происходит вследствие более сильного оттока веществ из листьев подкормленных бором растений.

Как показывают наши данные, полив приводит к некоторому, правда незначительному, снижению осмотического давления клеточного сока (табл. 75). Подобный эффект отмечается как на неудобренном, так и на удобренном фоне.

Параллельно со снижением осмотического давления после полива происходило и уменьшение величины сосущей силы листьев.

Таблица 77

Баланс различных веществ и показателей водного режима в листьях клевера красного на удобренном и неудобренном фоне под влиянием полива

(полевой опыт 1955 г.)

Показатель	Контроль	$P_{6}K_{6}+B_2$
Общая вода	0,07	0
Свободная вода	0,30	0,75
Общая связанная вода	—0,23	—0,75
Коллоидно связанная вода	—0,23	—0,72
Осмотически связанная вода	—0,01	—0,03
Сосущая сила	—1,59	—0,27
Осмотическое давление	—0,36	—0,60
Белки	16,90	6,20
Белковый азот	2,70	0,40
Общий азот	0,70	1,00
Общий фосфор	0,62	0,15
Органический фосфор	0,58	0,04

Примечание. Баланс воды высчитан, исходя из ее содержания в 5 *г* навески листьев. Баланс азота и фосфора высчитан, исходя из содержания этих веществ, выраженного в *мг*, в 1 *г* сухого вещества.

Слабое изменение осмотического давления после полива объясняется биохимическими изменениями и образованием в листьях политых растений осмотически активных веществ, в частности растворимых сахаров (см. табл. 75 и 78).

Большее изменение под влиянием полива испытывает сосущая сила листьев (но только у неподкормленных растений). Так, на неудобренном фоне сосущая сила листьев после полива снизилась более чем в 2 раза, тогда как в листьях подкормленных растений она изменилась слабо. Как показывают наши данные, увеличение общего содержания воды после полива наблюдалось лишь в листьях контрольных растений. Вследствие этого тургорное давление клеточных оболочек также могло возрасти лишь у неподкормленного клевера. При неизменившемся осмотическом давлении клеточного сока это привело к уменьшению сосущей силы листьев.

В листьях подкормленных растений общее содержание воды не изменилось, поэтому осталось прежним и тургорное давление. Осмотическое давление, как указывалось выше, практически не снизилось. Вполне понятно, что при данных условиях нельзя было ожидать и резкого снижения сосущей силы листьев.

Таблица 78

Количество сахара в листьях клевера красного
(в *мг* на 1 *г* сухого вещества)
(опыты в колхозе «Борьба», 1955 г.)

Фаза развития	Вариант опыта	Моносахара	Дисахара	Сумма растворимых сахаров	Отношение моносахаров к дисахарам
Стеблевание	Контроль	53,75	58,75	112,00	0,92
	$P_{60}K_{60}+B_2$	36,25	70,00	106,25	0,52
Бутонизация	Контроль	75,00	81,25	156,25	0,92
	Контроль + полив	79,37	97,19	176,56	0,81
	$P_{60}K_{60}+B_2$	62,50	104,68	167,18	0,59
	$P_{60}K_{60}+B_2+$ полив	77,50	99,06	176,56	0,78
Цветение	Контроль	84,37	92,19	176,56	0,91
	Контроль + полив	79,37	26,78	106,25	0,82
	$P_{60}K_{60}+B_2$	49,37	102,19	151,56	0,48
	$P_{60}K_{60}+B_2+$ полив	53,75	80,62	134,37	0,67
Побурение цветочных головок	Контроль	58,75	70,92	129,67	0,82
	Контроль + полив	36,25	76,25	112,50	0,49
	$P_{60}K_{60}+2B_2$	42,50	54,37	96,87	0,78
	$P_{60}K_{60}+B_2+$полив	42,50	54,37	96,87	0,78

Напомним, что незначительное влияние полива на показатели водного режима листьев клевера в 1955 г. связано со сравнительно благоприятными условиями водоснабжения растений. Соответственно слабым изменениям под влиянием полива осмотического давления клеточного сока и сосущей силы листьев слабо изменилось и содержание осмотически связанной воды в них.

В 1957 г. был поставлен вегетационный опыт с целью изучения влияния микроэлементов на водный режим и обмен веществ в листьях клевера второго года жизни при оптимальных условиях водоснабжения. Некоторые результаты этого опыта были опубликованы нами ранее (Васильева, Старцева, 1958). При набивке сосудов в почву было внесено основное удобрение — NPK в количестве на 1 *кг* почвы: N—0,1 *г*, P_2O_5—0,15 *г*, K_2O — 0,15 *г*; затем в отдельные сосуды были добавлены микроудобрения в количестве на 1 *кг* почвы: B — 0,5 *мг*, Cu — 0,5 *мг*, Mo — 1 *мг*, Zn — 0,25 *мг*. Указанные элементы были даны в виде следующих солей: NH_4NO_3, $CaHPO_4$, KCl, H_3BO_3, $CuSO_4 \cdot 5H_2O$, $(NH_4)_6Mo_7O_{24}$ и $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$.

Влияние условий питания на обмен веществ в листьях клевера представлено в табл. 13, 79, 80.

Таблица 79

Влияние микроэлементов на содержание азота и коллоидов в листьях клевера красного

(вегетационный опыт 1957 г.)

Фаза развития и дата взятия проб	Вариант опыта	Коллоиды (в % к сухому веществу)	Азот		
			общий	белковый	небелковый
			в *мг* на абсолютно сухое вещество		
Стеблевание 16.VI	NPK	81,77	43,58	40,33	3,25
	NPK + B	—	—	44,67	—
	NPK + Cu	80,44	40,25	38,09	2,16
	NPK + Mo	81,32	44,19	41,50	2,69
	NPK + Zn	83.12	47,25	42,13	5,12
Бутонизация 24.VI	NPK	82,85	40,82	37,40	3,42
	NPK + B	—	44,59	41,84	2,75
	NPK + Cu	82,82	44,78	38,04	6,74
	NPK + Mo	84,46	45,37	42,69	2,68
	NPK + Zn	82,29	44,26	38,92	5,34
Цветение 10.VII	NPK	83,09	48,93	43,80	5,13
	NPK + B	82,60	51,23	43,31	7,92
	NPK + Cu	83,27	52,01	51,01	0,00
	NPK + Mo	83,95	51,97	48,12	3,85
	NPK + Zn	33,93	50,74	46,42	4,32
Побурение цветочных головок 21.VII	NPK	77,63	34,59	34,54	0,05
	NPK + B	78,81	36,96	37,08	0,00
	NPK + Cu	79,62	38,83	37,75	1,08
	NPK + Mo	77,99	36,40	34,68	1,72
	NPK + Zn	79,15	36,50	35,13	1,37
Хронологические средние	NPK	85,36	42,80	39,57	3,23
	NPK + B	80,70	—	41,51	—
	NPK + Cu	85,88	45,38	43,22	2,16
	NPK + Mo	86,19	45,68	42,77	2,91
	NPK + Zn	86,14	45,22	41,31	3,91

Как видно из табл. 79, динамика общего и белкового азота в листьях клевера красного выражается двухвершинной кривой с минимумом в фазе бутонизации и максимумом в фазе цветения. Хронологические средние, приведенные в этой табли-

Таблица 80

Влияние микроэлементов на содержание фосфора в листьях клевера красного

(в *мг* на абсолютно сухое вещество)
(вегетационный опыт 1957 г.)

Фаза развития и дата взятия проб	Вариант опыта	Фосфор		Органический фосфор		
		общий	минеральный	сумма	кислоторастворимый	фосфор фосфатидов и нуклеопротеидов
Стеблевание 16.VI	NPK	4,779	2,422	2,357	2,142	0,215
	NPK + B	7,184	3,206	3,978	1,996	1,982
	NPK + Cu	5,355	2,720	2,635	1,748	0,887
	NPK + Mo	5,415	2,486	2,929	1,796	1,133
	NPK + Zn	5,621	3,028	2,593	1,898	0,695
Бутонизация 24.VI	NPK	6,057	2,834	3,223	0,819	2,404
	NPK + B	8,481	3,046	5,435	0,547	4,888
	NPK + Cu	7,296	3,611	3,685	0,413	3,272
	NPK + Mo	7,821	3,401	4,420	0,732	3,861
	NPK + Zn	4,462	2,679	1,783	0,666	1,117
Цветение 10.VII	NPK	4,299	2,287	2,012	0,856	1,156
	NPK + B	4,974	3,131	1,823	1,340	0,483
	NPK + Cu	5,594	3,577	2,017	0,982	1,035
	NPK + Mo	5,072	2,479	2,593	1,325	1,268
	NPK + Zn	4,821	3,480	1,341	0,714	0,627
Побурение цветочных головок 21.VII	NPK	4,731	1,722	3,009	1,228	1,781
	NPK + B	4,751	1,251	3,500	1,657	1,843
	NPK + Cu	5,303	1,540	3,763	1,572	2,191
	NPK + Mo	4.861	1,504	3,357	1,604	1,753
	NPK + Zn	5,005	1.136	3,869	1,786	2,083
Хронологические средние	NPK	4,891	2,295	2,596	0,824	1,772
	NPK + B	5,993	2,644	3,349	1,021	2,328
	NPK + Cu	5,923	2,994	2,929	1,060	1,869
	NPK + Mo	5,738	2,466	3,272	1,248	2,024
	NPK + Zn	4,920	2,652	2,268	1,149	1,119

це, показывают, что под влиянием микроэлементов содержание общего и белкового азота в листьях клевера повысилось.

Табл. 13 показывает, что листья клевера содержат значительное количество крахмала, особенно в первую половину вегетационного периода. Содержание клетчатки с возрастом не-

Таблица 81

Влияние микроэлементов на показатели водного режима листьев клевера красного

(вегетационный опыт, 1957 г.)

Фаза развития и дата взятия проб	Вариант	Содержание воды (в г на 1 г сырой навески листьев клевера): общая	свободная	связанная	осмотически связанная	коллоидно связанная	Числа гидратации	Осмотическое давление клеточного сока (в атм)	Сосущая сила листьев (в атм)
Стеблевание 16.VI	NPK	0,81	0,51	0,30	0,044	0,256	1,64	7,27	7,58
	NPK + B	0,81	0,49	0,32	0,035	0,285	1,84	5,57	9,11
	NPK + Cu	0,81	0,45	0,36	0,037	0,323	2,13	5,86	7,13
	NPK + Mo	0,82	0,44	0,38	0,042	0,338	2,21	6,70	7,13
	NPK + Zn	0,81	0,41	0,40	0,040	0,360	2,37	6,14	7,58
Бутонизация 24.VI	NPK	0,81	0,37	0,44	0,044	0,396	2,52	6,70	6,13
	NPK + B	0,82	0,28	0,54	0,044	0,496	3,37	6,70	4,70
	NPK + Cu	0,82	0,31	0,51	0,044	0,466	3,10	6,70	7,58
	NPK + Mo	0,83	0,27	0,56	0,044	0,516	3,49	6,70	4,70
	NPK + Zn	0,83	0,37	0,46	0,044	0,416	3,05	6,70	6,13
Цветение 10.VII	NPK	0,79	0,37	0,42	0,046	0,374	2,20	7,27	3,60
	NPK + B	0,82	0,34	0,46	0,042	0,418	2,80	6,70	3,60
	NPK + Cu	0,79	0,35	0,44	0,041	0,399	2,38	6,70	3,60
	NPK + Mo	0,79	0,30	0,49	0,039	0,451	2,65	6,14	3,60
	NPK + Zn	0,78	0,36	0,42	0,039	0,381	2,12	6,42	3,60
Побурение цветочных головок 21.VII	NPK	0,78	0,42	0,36	0,043	0,317	1,93	7,27	12,69
	NPK + B	0,79	0,35	0,44	0,047	0,393	2,39	7,50	8,13
	NPK + Cu	0,79	0,39	0,40	0,047	0,353	2,19	7,84	12,69
	NPK + Mo	0,79	0,46	0,33	0,046	0,284	1,89	7,55	6,70
	NPK + Zn	0,79	0,43	0,36	0,044	0,316	1,97	7,27	9,58
Хронологические средние	NPK	0,77	0,40	0,37	0,044	0,350	2,15	7,37	8,10
	NPK + B	0,81	0,35	0,46	0,043	0,420	2,65	6,79	6,63
	NPK + Cu	0,80	0,36	0,44	0,043	0,400	2,48	6,90	7,84
	NPK + Mo	0,80	0,34	0,46	0,042	0,420	2,62	6,65	5,95
	NPK + Zn	0,80	0,39	0,41	0,042	0,370	2,34	6,67	6,42

сколько увеличивается. Амплитуда возрастных изменений содержания сахаров в листьях клевера невелика. Хронологические средние показывают некоторое увеличение содержания углеводов под влиянием микроэлементов.

Из табл. 80 видно, что динамика органического фосфора в листьях характеризовалась максимумом в фазе бутонизации и минимумом в фазе цветения. Хронологические средние показывают увеличение содержания всех фракций фосфорных соединений в листьях под влиянием микроэлементов.

Литературные сведения о влиянии микроэлементов на водный обмен растений очень малочисленны и противоречивы. Так, данные о повышении количества коллоидно связанной воды в листьях растений под воздействием бора отмечают Муанит (Moinat, 1933), Скок (Skok, 1941), Левенхаупт (Löwenhaupt, 1942), Бриггс (Briggs, 1943), М. Я. Школьник (1950, 1955), М. Г Абуталыбов (1956) и др. Однако в литературе имеются данные и об уменьшении гидрофильности коллоидов плазмы под влиянием бора (Schmucker, 1933; Dennis, 1937; Minarik, Schive, 1940; Baker и др., 1956).

Сведения о повышении количества коллоидно связанной воды в листьях под действием других микроэлементов имеются в работах М. Я. Школьника (1950), М. М. Окунцова и О. П. Левцовой (1952), М. Г. Абуталыбова (1956) и др.

О снижении осмотического давления клеточного сока и содержания осмотически связанной воды под влиянием бора сообщается в работах М. Г. Абуталыбова (1956) и Бейкера и др. (Baker и др., 1956). Действие бора на указанные показатели водного режима эти авторы связывают с лучшим оттоком сахаров из листьев подкормленных бором растений.

Литературные данные о действии меди на количество осмотически связанной воды и величину осмотического давления расходятся. М. Г. Абуталыбов (1956) отмечает увеличение концентрации клеточного сока листьев пшеницы под влиянием

Коэффициенты корреляции между показателями водного

Фаза развития	Числа гидратации				
	крахмал	белковый азот	органический фосфор	фосфор фосфатидов и фосфор нуклеопротеидов	клетчатка
Стеблевание	0,65	0,30	0,68	0,60	—0,96
Бутонизация	—0,56	0,90	0,63	0,82	—
Цветение	0,82	0,64	0,65	0,74	—0,01
Побурение цветочных головок	0,97	0,83	0,57 ($-B_2$)	0,87 ($-B_2$)	0,70

меди, по данным же М. М. Окунцова и О. П. Левцовой (1952), содержание растворимых сахаров, в основном определяющих осмотическое давление в листьях той же культуры, не увеличивается.

Полученные нами данные о влиянии микроэлементов на водный режим листьев клевера приведены в табл. 81.

Табл. 81 показывает, что начиная с фазы бутонизации в листьях уменьшается общее содержание воды, содержание коллоидно связанной воды и степень гидратации коллоидов. Количество свободной воды с возрастом растения увеличивается, повышается и осмотическое давление клеточного сока.

Микроэлементы оказали вполне определенное влияние на водный режим листьев. Хронологические средние показывают, что под действием микроэлементов несколько повысилось общее количество воды в листьях (в варианте с бором — на 6%), значительно увеличились содержание коллоидно связанной воды и степень гидратации, снизилось количество свободной воды. Внесение в почву микроэлементов — бора, молибдена и цинка — значительно уменьшило величину сосущей силы листьев. Понижение под влиянием микроэлементов осмотического давления клеточного сока было выражено слабее.

В табл. 82 показана связь показателей водного режима и обмена веществ в листьях клевера красного.

Табл. 82 показывает, что в связывании воды участвовали различные вещества: белки, крахмал, органические соединения фосфора (нуклеопротеиды и фосфатиды). Содержание коллоидно связанной воды и числа гидратации в различные фазы развития растений коррелировали то с одной, то с другой груп-

Таблица 82

режима и обмена веществ листьев клевера красного

Содержание коллоидно связанной воды					Осмотически связанная вода в сахарах
крахмал	белковый азот	органический фосфор	фосфор фосфатидов и фосфор нуклеопротеидов	клетчатка	
0,59	0,37	0,61	0,69	—0,70	0,20
—0,48	0,66	0,74	0,75	—	[illegible]
0,78	0,83	0,67	0,82	0,04	[illegible]
0,99	0,85	0,44 (—B₂)	0,83 (—B₂)	0,58	[illegible]

ной коллоидов. Так, в фазе бутонизации числа гидратации коррелировали положительно с количеством белкового азота и с суммой фосфора нуклеопротеидов и фосфатидов. В фазе цветения, помимо тесной положительной сопряженности чисел гидратации с количеством белкового азота и органического фосфора, наблюдалась положительная корреляция и с содержанием крахмала. В осмотическом связывании воды, судя по коэффициентам корреляции, большое значение имели растворимые сахара, тогда как с изменениями содержания небелкового азота и органического кислотнорастворимого фосфора количество осмотически связанной воды не коррелировало.

Таблица 83

Величины корреляционных отношений между некоторыми показателями фосфорного обмена веществ в листьях клевера и показателями водного режима в них

(в фазы стеблевания и бутонизации)

Показатель водного режима	Фосфор				
	минеральный	органический	фосфатидов	нуклеопротеидов	органических воднорастворимых фракций
Коллоидно связанная вода	0,99	0,84	0,67	0,89	0,55
Осмотически связанная вода	0,60	0,50	0,90*	0,69	0,24

* На основании кривых регрессии установлено, что связь между фосфатидами и осмотически связанной водой в данном случае носит отрицательный характер.

Аналогичные данные о взаимосвязи показателей водного режима листьев клевера с показателями фосфорного обмена были получены и в 1956 г. в полевом опыте, проведенном в колхозе «Борьба» (табл. 83).

У растений, получивших бор и молибден, наблюдалось наибольшее содержание коллоидно связанной воды в листьях и наивысшая степень гидратации коллоидов, а содержание свободной воды было наиболее низким. В листьях этих растений было наиболее высокое содержание органического фосфора (нуклеопротеидов и фосфатидов). Вместе с тем растения, получившие бор и молибден, дали более высокий урожай семян. Вообще была установлена положительная корреляция урожая семян с числами гидратации коллоидов листьев.

4. ВЛИЯНИЕ ПОДКОРМКИ $P_{30}K_{30}$ НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ КОРНЯ КЛЕВЕРА КРАСНОГО В ЗИМНЕЕ ВРЕМЯ

По водному режиму корней клевера мы встретили только одну работу В. Лобовой (1955), выполненную на кафедре физиологии растений Казанского университета. Данные этой работы сведены в табл. 84.

Таблица 84

Показатели водного режима корней клевера в осенне-зимний период 1952/53 г., по В. Лобовой, 1955 г.

(в *г* на навеску в 5 *г* и в %)

Вариант опыта	Содержание воды			Осмотически связанная вода (в % к общему количеству связанной воды)	Коллоидно связанная вода	
	общее количество	свободная	связанная		% к общему количеству связанной воды	% к сухому веществу
Осенняя подкормка:						
4.XI	4,05	1,72	2,32	39,90	60,2	146,1
29.XI	3,68	1,10	2,58	50,20	50,2	98,5
25.XII	3,71	0,75	2,96	62,50	37,5	87,5
16.II	3,52	0,94	2,58	58,90	41,3	71,9
Контроль (без подкормки):						
4.XI	4,05	2,15	1,90	41,00	59,0	118,9
29.XI	3,64	1,06	2,69	61,25	38,9	75,7
25.XII	3,53	0,50	3,04	69,35	31,7	67,5
16.II	3,53	0,98	2,64	61,25	38,6	70,4

Табл. 84 показывает, что в корне зимой происходят существенные изменения водного режима. Частично эти изменения имеют приспособительный характер, как, например, снижение количества свободной воды и повышение содержания осмотически связанной воды. Оба указанных обстоятельства должны предохранять корень от замерзания.

С другой стороны, происходят нежелательные изменения, которые должны снижать устойчивость корня. К таковым относятся снижение в течение зимы количества коллоидно связанной воды и степени гидратации коллоидов (содержания коллоидно связанной воды на единицу сухого вещества). Важно, что осенняя подкормка $P_{30}K_{30}$ в известной мере исправляет эти нежелательные явления, обусловленные действием пониженных температур: удерживает количество коллоидно связанной воды и степень гидратации коллоидов на более высоком уровне. Отсюда следует вывод, что подкормка $P_{30}K_{30}$ должна повышать морозоустойчивость клевера. Данные по зимнему выпаду клевера вполне подтвердили этот вывод.

ВЫВОДЫ

1. Возрастные изменения водного режима листьев клевера красного выражаются в следующем: уменьшается общее содержание воды, изменяется соотношение между свободной и связанной водой в пользу первой, повышается количество осмотически связанной воды, снижается содержание коллоидно связанной воды, увеличиваются осмотическое давление клеточного сока и сосущая сила листьев.

2. Установлена высокая положительная корреляция общего содержания воды с количеством коллоидно связанной воды в листьях клевера красного.

3. Полив повышает активность воды в листьях клевера красного, изменяя соотношение между количествами свободной и связанной воды в пользу свободной.

4. Действие меди и бора на водный режим листьев клевера красного оказалось аналогичным: почти на протяжении всего вегетационного периода под их влиянием увеличивается количество коллоидно связанной воды, понижается содержание осмотически связанной воды.

5. Установлена положительная корреляция содержания коллоидно связанной воды с количеством общего и белкового азота в листьях клевера красного.

6. Установлена высокая положительная корреляция количества коллоидно связанной воды с содержанием органического фосфора ($\eta=0{,}84$) в листьях клевера красного. Основное значение в коллоидном связывании воды играют нуклеопротеиды и фосфатиды ($\eta=0{,}89$ и $\eta=0{,}67$). В осмотическом связывании воды в листьях клевера красного основное значение имеют растворимые сахара, соединения фосфора не играют существенной роли.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании всего изложенного выше сделаем теперь некоторые обобщения.

Группа бобовых характеризуется большим содержанием крахмала, а группа злаков — большим содержанием растворимых углеводов, в первую очередь сахаров. Характерной чертой углеводного обмена листьев клевера красного первого, второго и третьего года жизни является преобладание редуцирующих сахаров над нередуцирующими. Характерной особенностью динамики углеводов в листьях клевера красного является постоянство количества целлюлозы и гемицеллюлоз в ранние фазы развития растений (до цветения включительно). Содержание моноз и сахарозы в черешках, стеблях и цветочных головках выше, чем в листьях, а содержание крахмала ниже.

Динамика сахаров в листьях растений первого года жизни характеризуется нарастанием суммы растворимых сахаров, количества редуцирующих и нередуцирующих сахаров к концу вегетационного периода (после снятия покровной культуры). Любая покровная культура вследствие затенения и иссушения почвы значительно снижает интенсивность фотосинтеза у подпокровного клевера. После снятия покровной культуры некоторое время сказывается ее последействие в сниженной скорости накопления сахаров в листьях вышедшего из-под покрова клевера.

Динамика растворимых сахаров в листьях клевера второго года жизни характеризуется нарастанием их содержания в начале вегетационного периода (до фазы стеблевания) и понижением — во второй половине вегетации; особенно снижается содержание сахарозы. Происходит также снижение содержания крахмала в листьях; количество моноз может несколько повышаться. Содержание растворимых сахаров в цветочных головках резко повышается к фазе цветения, а затем, по мере развития семян, резко снижается.

Динамика сахаров в листьях и цветочных головках клевера третьего года жизни аналогична таковой растений клевера второго года жизни. Однако следует отметить меньшую скорость накопления и убыли сахаров в листьях клевера третьего года жизни по сравнению с таковыми у растений второго года жизни.

За весь период вегетации наибольшая часть азота сосредоточена у клевера красного в листьях, затем следуют корни, стебли и головки. Бо́льшая часть азота (до 80%) растения находится в белках. Содержание азота в сухом веществе у клевера значительно выше, чем, например, у пшеницы (в 10 раз). В этом проявляется особенность азотного питания клевера: участие в нем клубеньковых бактерий. Наибольшая скорость накопления азота приходится на период бутонизация — цветение. По скорости его накопления органы растения можно расположить в следующий ряд (в порядке убыли скорости): головки — стебли — листья — корни.

Для динамики азота в цветочных головках клевера красного характерно резкое снижение его содержания в фазе цветения и резкое возрастание в период цветение — побурение головок. Динамика обусловлена белковым азотом, так как других форм азота мало. После цветения в головках наблюдается некоторое нарастание содержания небелкового азота, преимущественно амидного и в меньшей степени аммиачного. Нитратов в головках почти совсем нет. После цветения в головках наблюдается некоторое повышение количества азота аминокислот и оснований. Одновременное накопление азота аминокислот, оснований и азота аммиака показывает, что в созревающих семенах протекают процессы дезаминирования, переаминирования и другие, т. е. процессы, направленные на создание определенного, специфического для семян клевера аминокислотного состава белков.

Для стеблей характерна малая амплитуда колебания всех форм азота. В начале вегетации в стебле происходит некоторое накопление белкового азота, но затем, с конца стеблевания и далее до конца вегетационного периода, наблюдается снижение его содержания; параллельно с этим несколько нарастает количество амидного и аммиачного азота. Очень мало в стебле нитратов, и к концу вегетации оно сходит на нет.

Белковый азот составляет основную массу всего азота листьев клевера красного. Накопление его в листьях происходит в период розетка — бутонизация, а затем, во вторую половину вегетации, наблюдается уменьшение его содержания. Небелкового азота в листьях значительно меньше, чем белкового; преобладающая его форма — амидный азот. Содержание амидного азота в листьях нарастает в начале вегетации,

а потом снижается. Содержание минерального азота в листьях ничтожно, особенно нитратного.

В корне клевера красного наблюдается преобладание органического азота, особенно белкового. Его накопление в корне происходит с фазы бутонизации до конца вегетации, причем максимальная скорость накопления приходится на период бутонизация — цветение. Есть основание предполагать, что синтез органического азота происходит в самом корне при несомненном участии клубеньковых бактерий. На это указывает факт преобладания в пасоке органического азота над минеральным. Вынос органического азота с пасокой происходит в течение всего вегетационного периода, но особенно интенсивно в период стеблевание — бутонизация. Из минеральных соединений азота в корне преобладает аммонийный азот, который претерпевает бо́льшие изменения, чем нитратный. Последнего в корне вообще мало. Накопление аммиачного азота в корне сопровождается убылью нитратного. Отсюда можно сделать вывод, что нитратный азот в корне восстанавливается. Наблюдавшаяся с фазы бутонизации в корне убыль аммиачного азота сопровождалась интенсивным накоплением белкового и амидного азота (последнего лишь в конце вегетации). В течение всего вегетационного периода наблюдался отток из корня амидного азота.

В отношении динамики азота у клевера красного можно различить две группы органов: 1) органы, в которых интенсивное накопление соединений азота происходит в первую половину вегетации, а убыль — в конце вегетации: листья, стебель; 2) органы, в которых интенсивное накопление азота происходит в конце вегетации: корни, головки.

Покровные культуры резко снижают содержание всех форм азота в листьях клевера красного первого года жизни.

Содержание фосфора (P_2O_5) в растениях второго года жизни с возрастом повышается. При этом бо́льшая часть всего фосфорного запаса клеверного растения сосредоточена в листьях, затем идут стебли, головки и корни.

Одной из особенностей фосфорного обмена клевера является преобладание во всех органах органических соединений фосфора над минеральными. В пасоке, подаваемой корнями на протяжении всего периода вегетации, органический фосфор значительно преобладает над минеральным. Этот факт указывает на переработку в корне поступающего из почвы минерального фосфора, т. е. о синтетической деятельности корня. О наличии в корне обмена веществ, в известной мере независимого от такового в надземных органах растения, свидетельствуют данные фосфорного обмена в корне в осенне-зимний период, когда у растений уже нет живых, функционирующих надземных частей. Фосфорный обмен в главном корне клевера крас-

ного имеет приспособительный характер и направлен на повышение морозоустойчивости растения.

Сопоставление данных по фосфорному обмену различных органов клевера красного показывает, что по характеру динамики фосфорсодержащих веществ можно различать те же две группы органов, что и по динамике азотистых веществ: в корнях и цветочных головках количество фосфора к концу вегетации увеличивается, а в листьях и стеблях снижается. В обоих случаях означенное обстоятельство определяется биологической ролью органов.

Содержание всех форм фосфора в листьях клевера красного первого года жизни, выращенного под покровной культурой, понижено и остается пониженным и после снятия покрова.

Содержание каротиноидов в листьях клевера при достаточном водоснабжении растений выражается одновершинной кривой с максимумом в фазе бутонизации. Начиная с фазы бутонизации, наблюдается отток каротиноидов из листьев к точкам роста. В головках со временем происходит убыль каротиноидов.

Содержание веществ группы биоса в листьях клевера увеличивается до фазы бутонизации включительно, а затем снижается. Содержание биоса в головках с возрастом понижается. Это связано с развитием цветков и семян. Динамика веществ группы биоса в листьях и головках клевера третьего года жизни аналогична таковой у клевера второго года жизни. Установлено высокое содержание биоса в завязях и пыльце клевера. Интересен факт снижения содержания веществ группы биоса в завязях в период, следующий непосредственно за опылением. В развивающихся семенах количество биоса как общего, так и свободного резко возрастает.

Содержание ауксинов в листьях клевера красного невелико и снижается с возрастом растения. Очень низко содержание ауксинов в молодых цветочных головках. При дальнейшем развитии цветков оно быстро повышается как в завязях, так и особенно в пыльце. Резкое повышение содержания ауксинов в завязях, начиная с периода цветения, несомненно, связано с оплодотворением. Пыльца значительно богаче ауксинами, чем завязи. Некоторое количество ауксинов вводится в завязи из пыльцы в процессе оплодотворения. Кроме того, как известно, после оплодотворения усиливается продукция ауксинов в самих завязях благодаря деятельности семяпочек. Приток ауксинов к цветочным головкам вызвал повышенное содержание в них воды, растворимых сахаров, общего и белкового азота. В результате в головках увеличилось число семян.

В осенне-зимний период в надземных частях и корне значительно снижается содержание ауксинов. Это обстоятельство способствует повышению морозоустойчивости клевера.

Для изучения влияния почвенной засухи на обмен веществ у клевера были поставлены специальные вегетационные опыты, в которых путем прекращения полива создавалась временная почвенная засуха. Кроме того, были использованы данные срочных учетов, которые пришлись на периоды засух.

В листьях клевера красного первого года жизни засуха вызвала снижение содержания растворимых сахаров вследствие убыли количеств нередуцирующих сахаров и некоторое повышение содержания редуцирующих сахаров (возможно, вследствие гидролиза). В некоторых случаях во время засухи наблюдалось накопление растворимых сахаров в листьях вследствие задержки роста и синтеза белков. Это наблюдалось у клевера под покровом.

В листьях клевера красного второго года жизни под влиянием засухи наблюдалось накопление растворимых сахаров, особенно нередуцирующих, что было связано с задержкой роста растений. Во второй половине вегетационного периода засуха вызвала быструю убыль сахаров в листьях и цветочных головках.

Засуха вызвала сдвиг максимума содержания общего и белкового азота в листьях с фазы бутонизации (норма) на фазу цветения. В стеблях и листьях в конце вегетации вместо обычной убыли содержания общего и белкового азота в это время наблюдалось накопление, обусловленное засухой в предшествовавший период времени, вызвавшей задержку роста и оттока соединений азота из стебля и листьев.

Засуха снижает содержание органических соединений фосфора во всех органах растений: в головках, листьях, стеблях и в корне и изменяет обычный ход динамики этих соединений. Так, например, накопление фосфорорганических соединений в корне под влиянием засухи было сдвинуто на конец вегетации, а в период стеблевание — цветение содержание органических соединений фосфора оказалось сниженным. Полив в начале вегетации увеличивает содержание органического фосфора в листьях, а после цветения — снижает вследствие лучшего оттока его из листьев. Обильные дожди в 1956 г. снизили содержание фосфора в листьях в период цветения в результате усиления оттока. В фазе побурения цветочных головок, когда обычно снижается содержание фосфора в листьях, под влиянием дождей оно повысилось вследствие возобновления роста листьев. При достаточном увлажнении в листьях повышается и количество фосфора нуклеопротеидов.

Под влиянием засухи повышается содержание каротиноидов в листьях клевера, удлиняется период накопления их в ли- стьях. Причиной этого являются: 1) затруднение оттока из ли- стьев; 2) накопление (вследствие усиления гидролиза) про-

дуктов распада полисахаридов и белков — материала для синтеза каротиноидов; 3) подавление процессов, которые сопровождаются тратой каротиноидов: фотосинтеза, роста, генеративных процессов.

В листьях клевера красного в условиях засухи наблюдалось повышение содержания веществ группы «биоса», что было связано с замедлением роста. В цветочных головках клевера под влиянием засухи содержание «биоса» оказалось сниженным.

Засуха снизила содержание ауксинов в листьях и завязях клевера; последнее обстоятельство явилось одной из причин частичного бесплодия растения.

Из сказанного видно, что вызванные засухой изменения в обмене веществ обычно связаны с нарушением роста. При задержке роста и оттоке веществ из листьев в них под влиянием засухи часто происходит накопление различных веществ: растворимых сахаров, общего и белкового азота, органических соединений фосфора, ауксинов и веществ группы «биоса». Таким образом, в нарушении роста под влиянием засухи мы имеем причину последующих биохимических нарушений. На эту связь уже указывалось А. М. Алексеевым (1937).

Изучение влияния подкормок на обмен веществ у клевера красного привело к следующим выводам: подкормки $N_{45}P_{60}K_{60}$ и $N_{45}P_{60}K_{60}+B_2$, данные весной по отрастающему клеверу второго года жизни, оказали положительное влияние на углеводный обмен листьев, цветочных головок и корней клевера. Они стимулировали синтез сахаров в листьях и их отток в репродуктивные органы и корни. Добавление бора в подкормку повышало ее эффективность. В этом проявилось положительное влияние бора на углеводный обмен. Указанные подкормки стимулировали синтез каротиноидов в листьях клевера и активизировали их отток из листьев в головки. Включение в подкормку бора еще более усиливало синтез каротиноидов в листьях и их отток в головки. Изменения в динамике каротиноидов, вызванные подкормками, сопровождались повышением урожая семян и зеленой массы клевера. Подкормки повысили содержание веществ группы «биоса» в листьях и головках клевера, что привело к повышению урожая сена и семян. Подкормки повысили содержание «биоса» и ауксинов в пыльце, завязях и созревающих семенах клевера. Влияние указанных подкормок наблюдалось на различных почвенных разностях: на серой лесной слабо оподзоленной почве, выщелоченном черноземе, коричнево-серой и дерново-подзолистой почве.

Подкормки РК, РК+В, РК+Cu, данные весной по отрастающему клеверу красному второго года жизни, на всем

протяжении вегетационного периода повысили содержание белкового азота и органического фосфора в листьях, повысили отношение органического фосфора к минеральному. В период положительного баланса фосфора в листьях (до бутонизации включительно) подкормки увеличивали скорость накопления органического фосфора в листьях, а в период отрицательного баланса (от фазы цветения и дальше) ускорили убыль его из листьев. Медь и бор повысили содержание фосфора нуклеопротеидов в листьях.

Осенние подкормки $P_{30}K_{30}$ и $P_{30}N_{45}$, данные после укоса, снизили содержание ауксинов в корне и надземных частях растений в зимнее время; влияние подкормки $P_{30}N_{45}$ проявилось значительно позднее, чем подкормки $P_{30}K_{30}$.

Данные полевых и вегетационных опытов приводят к выводу о существенном влиянии микроэлементов на обмен веществ у клевера красного. Внесение в почву микроэлементов — бора, молибдена, меди и цинка — повышало содержание в листьях клевера общего и белкового азота, крахмала и клетчатки, общего, минерального и всех фракций органического фосфора.

Исходя из представления о связи водного режима растений с обменом веществ (Алексеев и Гусев, 1957), изучение обмена веществ мы обычно сопровождали исследованием водного режима листьев клевера красного. Эти исследования показали, что у клевера первого года жизни даже в условиях достаточного обеспечения водой происходит уменьшение с возрастом растения общего содержания воды в листьях, всей связанной воды и коллоидно связанной воды и повышение величины осмотического давления клеточного сока. Покровные культуры оказывают отрицательное влияние на водный режим клевера, так как они иссушают почву.

У клевера красного второго года жизни общее содержание воды в листьях с возрастом растения снижается. Это происходит вследствие снижения содержания связанной воды, так как количество свободной воды увеличивается. Наиболее интенсивно идет с возрастом растения убыль количества коллоидно связанной воды, что вызвано в большей мере снижением степени гидратации, чем уменьшением содержания коллоидов в листьях. Осмотическое давление и сосущая сила листьев с возрастом растения повышаются, однако степень этого повышения сильно зависит от погодных условий. Содержание коллоидно связанной воды в листьях клевера оказалось наиболее лабильным, вода эта служила резервом для регуляции водного режима листьев в условиях недостаточного увлажнения. В жаркую, сухую погоду содержание коллоидно связанной воды в листьях снижалось в основном вследствие снижения сте-

пени гидратации коллоидов (количество коллоидов в листьях даже увеличивалось).

Путем корреляционного анализа была установлена положительная сопряженность количества коллоидно связанной воды и чисел гидратации с содержанием в листьях клевера красного общего и белкового азота, органического фосфора, фосфора нуклеопротеидов и фосфатидов и крахмала. Не была обнаружена корреляция содержания осмотически связанной воды с количеством небелкового азота и органического кислотнорастворимого фосфора. Наблюдалась тесная положительная сопряженность содержания осмотически связанной воды с количеством растворимых сахаров в листьях.

Поскольку подкормки влияли на обмен веществ в листьях клевера красного, они влияли и на их водный режим. Обычно подкормки увеличивали содержание коллоидно связанной воды в листьях, уменьшали ее убыль в период засухи. Внесение в почву микроэлементов — бора, молибдена, меди и цинка — оказывало положительное влияние на водный режим листьев клевера: повышались содержание коллоидно связанной воды и степень гидратации коллоидов, снижались количество осмотически связанной воды, осмотическое давление клеточного сока и сосущая сила листьев.

Таблица 1

Количество осадков для Среднего Поволжья по данным метеостанции Казань-Опорная

Месяц	Декада	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	Многолетние средние
Апрель	I	1,6	0,6	1,6	4	—	—	9	6,7
	II	0,0	36,7	14,3	26	—	—	4	8,0
	III	2,0	6,0	2,4	4	—	—	1	8,2
За месяц		3,7	43,3	18,3	34	—	—	7	22,9
Май	I	4,1	25,3	6,6	34	38	31	13	14,2
	II	0,7	17,7	23,5	22	18	9	18	12,0
	III	27,8	38,2	15,2	31	13	51	10	11,1
За месяц		32,6	81,2	45,3	87	69	91	31	37,2
Июнь	I	7,8	4,8	28,2	15	16	13	5	14,1
	II	1,0	0,0	15,2	32	2	8	0	18,7
	III	11,8	7,9	0,0	6	20	6	10	25,2
За месяц		20,6	9,7	43,4	53	38	27	15	58,2
Июль	I	19,1	20,1	54,3	25	12	11	41	22,5
	II	72,0	29,6	12,5	17	28	23	41	13,8
	III	27,6	14,4	10,2	4	75	26	35	14,2
За месяц		118,7	64,1	77,0	46	115	60	117	50,4
Август	I	—	0,6	15,4	34	22	18	14	14,8
	II	—	0,6	14,4	33	10	6	43	8,0
	III	—	6,1	32,3	18	11	4	30	18,2
За месяц		—	7,3	62,1	85	43	28	87	41,0
Сентябрь	I	—	—	—	15	—		34	16,7
	II	—	—	—	15	—	—	18	14,0
	III	—	—	—	14	—	34	10	14,0
За месяц		—	—	—	44	—	38	77	15,2

Таблица II

Средние температуры воздуха для Среднего Поволжья по данным метеостанции Казань-Опорная

Месяц	Декада	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	Многолетние средние
Апрель	I	1,2	7,8	5,4	0,7	—	—	—	0,2
	II	5,5	9,9	0,4	6,5		—	5,4	2,7
	III	15,5	11,3	6,8	11,7	—	—	7,2	5,4
За месяц .		7,4	9,7	0,6	6,3	—	—	4,2	2,7
Май	I	7,6	9,1	4,3	9,7	12,2	8,8	10,5	10,0
	II	13,2	11,1	12,1	14,0	12,4	15,7	12,1	12,4
	III	14,7	10,2	16,6	11,8	15,5	12,3	14,4	14,3
За месяц		12,0	10,2	11,2	11,8	13,4	12,3	12,3	12,1
Июнь	I	11,2	21,4	14,1	20,7	11,7	16 0	19,0	15,7
	II	16,6	21,6	19,2	19,1	22,5	17,1	20,6	16,8
	III	20,2	18,6	23,9	16,2	22,3	16,2	22,8	17,7
За месяц	.	16,0	18,4	19,0	18,6	18,8	16,4	20,6	16,7
Июль	I	15,8	19,0	18,4	17,1	24,4	16,9	15,9	18,7
	II	18,4	21,7	21,4	19,7	23,2	15,2	15.3	19,1
	III	14,4	18,7	21,9	22,4	19,1	17,0	16,0	19,2
За месяц .	.	16,1	19,7	20,6	19,7	22,2	16,4	15,7	19,0
Август	I	—	18,7	20,4	22,8	17,1	20,4	17,2	18,6
	II	—	23,9	16 1	18,3	20,5	14,8	13,2	17,4
	III	—	19,6	12,6	16,9	15,3	13,6	16,7	15,0
За месяц		—	20,7	16,4	19,3	17,6	16,3	15,7	17,0
Сентябрь	I	—	18,4	15,8	11,6	—	—	9,3	12,7
	II	—	11,2	13 0	9,5	—	—	6,8	10,5
	III	—	8,0	9,3	8,3	—	7,2	5,2	8,3
За месяц		—	12,5	12,7	9,8	—	11,8	7,1	10,5

Таблица III

Средняя влажность воздуха для Среднего Поволжья по данным метеостанции Казань-Опорная

Месяц	Декада	1950 г.	1951 г.	1952 г.	1953 г.	1954 г.	1955 г.	1956 г.	Многолетние средние
Апрель	I	—	—	—	—	—	—	—	—
	II	—	—	—	68	—	—	76	—
	III	—	—	—	66	—	—	74	—
За месяц .		—	—	72	67	—		—	—
Май	I	—	—	62	72	66	72	55	67
	II	—	—	61	77	67	64	71	63
	III	—	—	85	66	57	70	61	61
За месяц .		—	—	69	72	63	68	62	64
Июнь	I	—	—	72	59	63	71	46	62
	II	—	—	71	64	61	64	43	64
	III	—	—	62	57	64	67	59	67
За месяц .		—	—	68	60	63	67	49	64
Июль	I	—	—	74	73	60	66	71	68
	II	—	—	70	70	68	78	84	68
	III	—	—	65	62	78	67	77	66
За месяц .	.	—	—	70	68	69	70	77	67
Август	I	—	—	61	64	80	65	77	68
	II	—	—	75	78	71	73	85	66
	III	—	—	78	77	70	67	79	70
За месяц .		—	—	71	73	74	68	80	68
Сентябрь	I	—	—	66	77	—	—	78	—
	II	—	—	69	79	—	—	80	—
	III	—	—	80	87	—	86	72	—
За месяц .		—	—	72	81	—	69	81	—

Таблица IV

Динамика влажности почвы на глубине 0—30 *см* за 1950—1955 гг. для Среднего Поволжья

Год	Дата взятия почвенных проб	Влажность почвы (в % к сухому веществу)	Мертвый запас (в %)
1950	10/V	15,0	3,1
	20/V	11,7	
	1/VI	9,1	
	12/VI	5,1	
	21/VI	3,4	
	29/VI	2,9	
	6/VII	2,7	
	20/VII	5,0	
	4/VIII	10,7	
1951	10/V	28,8	10,3
	21/V	25,1	
	31/V	27,6	
	11/VI	15,6	
	21/VI	11,2	
	30/VI	9,9	
	11/VII	9,4	
	20/VII	12,2	
	30/VII	14,0	
	10/VIII	9,5	
1952	13/V	21,0	12,3
	29/V	21,5	
	12/VI	23,2	

Год	Дата взятия почвенных проб	Влажность почвы (в % к сухому веществу)	Мертвый запас (в %)
1952	5/VII	10,3	
	14/VII	16,7	
	25/VII	13,3	
	4/VIII	9,9	
1954	12/V	24,6	9,6
	26/V	17,2	
	11/VI	13,4	
	28/VI	8,3	
	12/VII	9,3	
	30/VII	22,6	
	8/IX	13,6	
1955	15/VI	16,5	
	3/VII	14,4	
	14/VII	14,2	
	30/VII	12,8	
	4/VIII	9,2	
1956	12/V	21,1	
	5/VI	8,3	
	20/VI	6,7	
	4/VII	14,7	
	20/VII	23,1	
	3/VIII	21,9	

Примечание. Полужирным шрифтом показаны данные, полученные в период почвенной засухи.

ЛИТЕРАТУРА

Абуталыбов М. Г. 1956. Значение микроэлементов в жизни растений и в повышении урожайности сельскохозяйственных культур в условиях Азербайджана. Сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига. Изд-во АН Латвийской ССР.

Алексеев А. М. 1937. Физиологические основы влияния засухи на растения. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 97, кн. 5—6.

Алексеев А. М. 1942. К вопросу о коллоидно-химических изменениях, вызываемых в растениях засухой. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 102.

Алексеев А. М. 1948. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань, Татгосиздат.

Алексеев А. М. 1950. Вопросы водного режима растений. Сб. «Проблемы ботаники». Изд-во АН СССР.

Алексеев А. М. и Гусев Н. А. 1949. О влиянии фосфатов и нитратов на водный режим листьев пшеницы в условиях недостаточного увлажнения. ДАН СССР, т. LXV, № 6.

Алексеев А. М. и Гусев Н. А. 1957. Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР.

Алексеев А. М. и Старцева А. В. 1950. Динамика содержания ауксинов в листьях и цветах красного клевера. ДАН СССР, т. 71, № 5.

Алексеев А. М. и Старцева А. В. 1953. Динамика веществ группы «биоса» в листьях и цветочных головках клевера красного. ДАН СССР, т. 93, № 4.

Бегишев А. Н. 1953. Работа листьев различных сельскохозяйственных растений в полевых условиях. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. VIII, вып. 1.

Боженко В. П. 1956. Влияние цинка, молибдена и бора на углеводно белковый обмен и урожай клевера красного. Сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН Латвийской ССР

Бояркин А. Н. 1947. Новый метод количественного определения [illegible] ности ростовых веществ. ДАН СССР, т. LVII, вып. 2.

Бушанская Л. Т., Борисова Т. В., Тарчевский И. А. [illegible] намика фосфорного обмена в зимний период в корнях клевера [illegible] года жизни. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 115, кн. 7

Васильев И. М. 1956. Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР

Васильева И. М. 1955. Динамика каротиноидов в [illegible] ного. Кандидатская диссертация. Казанск. ун-т

Васильева И. М. 1956. К вопросу о динамике [illegible] клевера красного. Изв. Казанск. филиала АН СССР

Васильева И. М. и Старцева А. В. [illegible] на водный режим листьев и обмен веществ [illegible] докладов Третьего Всесоюзного совещания [illegible]

Васильева Н. Г 1955. О соотношении свободной и связанной воды в листьях растений в связи с их засухоустойчивостью. Физиология растений, т. 2, вып. 6.

Вильдфлуш Р. Т., Коробова Г Я. 1953. Изучение влияния известкования и минеральных удобрений на образование каротина в клеверном растении. Тр. Белорусск. с.-х. академии. т. 19.

Вильямс Р. В. 1946. Почвоведение. М., Сельхозгиз.

Власюк П. А., Климовицкая З. М. 1955. Влияние различных форм калийных удобрений на фосфорный и белковый обмен в растениях. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 1.

Гайтанников С. В. 1952. О взаимоотношениях между покровными растениями и травами. Кандидатская диссертация. Казань.

Горелова З. П. 1956. Влияние послойного размещения удобрений на фосфорный режим листьев и урожай яровой пшеницы. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 116, кн. 5.

Гудвин Т. 1954. Сравнительная биохимия каротиноидов. М., ИЛ.

Гусев Н. А. 1957. Влияние суховея на водный режим яровой пшеницы. Физиология растений, т. 4, вып. 4.

Журавлев Е. М., Мартинсон Т. И. 1950. Влияние минеральных удобрений на содержание каротина в кормовых травах. Тр. Всес. научно-иссл. ин-та кормления с.-х. животных, т. I. М., Сельхозгиз.

Залесский В. К. 1912. Превращение и роль соединений фосфора в растениях. Харьков.

Иванов Л. А. 1905. О превращении фосфора в растении в связи с превращением белков. Тр. СПб. об-ва естествоиспытателей, т. 34. СПб.

Клешнин А. Ф. 1953. Теория и практика светокультуры растений. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. VIII. вып. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Копержинский В. В. 1950. Потребность клевера и тимофеевки в воде и элементах пищи. Сб. «Клевер красный». М., Сельхозгиз.

Корякина В. Ф. 1953. Сравнительное эколого-физиологическое изучение многолетних трав в чистом и смешанном посевах. Сообщение 8. Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. IV, вып. 9.

Кретович В. Л. 1952. Основы биохимии растений. М., Изд-во «Советская наука».

Лебединцева Е. В. 1929—1930. Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо- и морозоустойчивостью. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXIII.

Лисицын П. И. 1947. Вопросы биологии клевера красного. М., Сельхозгиз.

Лисицын П. И. и др. 1934. Клевер красный СССР. М.— Л., Сельхозгиз.

Лобова В. 1955. Динамика водного режима в корнях клевера в зимний период. Уч. зап. Казанск. ун-та, 115, кн. 7.

Любименко В. Н. 1908. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений. Тр. по лесному опытному делу в России, вып. XI.

Максимов Н. А. 1929. Новейшие течения в области прикладной физиологии растений. Л.

Максимов Н. А. 1946. Ростовые вещества, природа их действия и практическое применение. Успехи соврем. биологии, т. XXII, вып. 2.

Мирошниченко К. Г. 1950. Углеводный обмен у пшениц в разные фазы их развития при недостатке влаги в почве. Изв. Акад. пед. наук РСФСР, вып. 29.

Нижарадзе А. Н. 1946. Роль фосфорных соединений в обмене веществ чайного листа. «Биохимия чайного производства», сб. 5. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Ничипорович А. А. 1952. Фотосинтез растений как фактор урожайности. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 4.

Одинцова Е. Н. 1940. Действие витамина B_1 на размножение *Torula utilis (Torulopsis utilis)*. Микробиология, т. 9, вып. 3.

Окунцов М. М. и Левцова О. П. 1952. Влияние меди на водный режим и повышение засухоустойчивости растений. ДАН СССР т 82, № 4.

Рубин Б. А. 1956. Физиология растений, т. II. М., Изд-во «Советская наука».

Сабинин Д. А. 1949. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. IX Тимирязевское чтение. М., Изд-во АН СССР.

Смирнова М. И. и Кургатников М. М. 1938. Биохимия клевера Сб. «Биохимия культурных растений», т. 2, стр. 193. М.- Л., Сельхозгиз.

Советова Г. И. 1956. Влияние условий минерального питания на водный режим и обмен веществ листьев тимофеевки. Уч. зап. Казанск ун-та, т. 116, кн. 1.

Соколов А. В. 1950. Агрохимия фосфора. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Старцева А. В., Васильева И. М. 1956. Влияние бора на обмен веществ и развитие клевера красного. Сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига. Изд-во АН Латвийской ССР.

Тарчевский И. А. 1955. К обмену веществ в корнях и надземных частях клевера в осенне-зимний период. Динамика ауксинов. Уч. зап. Казанск. ун-та, т. 115, кн. 7.

Травин И. С. 1950. Рост и развитие клевера красного. Сб. «Клевер красный», М., Сельхозгиз.

Фаттахова Л. Т. 1955. Фотосинтез у клевера красного первого года жизни в связи с его урожайностью. Казань. Кандидатская диссертация. Казанский ун-т.

Шестаков А. Г. 1949. Руководство к практическим занятиям по агрохимии, ч. II. М., Сельхозгиз.

Шишкина Л. А. 1956. Влияние покровной культуры на водный режим, рост и развитие клевера красного первого года жизни. Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол. наук, вып. 5.

Школьник М. Я. 1950. Значение микроэлементов в жизни растений земледелии. М., Изд-во АН СССР

Школьник М. Я. 1955. О взаимно-сходном действии некоторых минеральных элементов на обмен веществ. Изв. АН СССР, сер. биол. наук, № 1.

Юхимчук Ф. Ф. 1957. Азотный обмен и возрастные изменения бобовых растений. Киев. Госсельхозиздат УССР.

Яковлева В. В. 1956. Внекорневое питание растений бором и молибденом. Сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига, Изд-во АН Латвийской СССР.

Якушкина Н. И. 1947. О ростовых веществах пыльцы растений ДАН СССР, т. LVI, № 5.

Baker J. E., Gauch H. G., Dugger W. A. 1956. Effects of boron on the water relations of higher plants. Plant Physiol., vol. 31, N 2.

Biddulph O. 1935—1936. Histological variations in cosmos in relation to photoperiodism. Bot. Gaz., N 97.

Briggs G. S. 1943. Effect of boron in the substrate on the rate of nitrate absorption and on nitrate distribution in Nasturtium Plant Physiol vol. 18.

Dennis R. W. J. 1937. The relation of boron to plant growth Sci Progress, 32.

Dofmüller W. 1941. Über den Einfluss des Bor auf den Wasserhaushalt der Leguminosen. Planta, bd. 32.

Grunder M. S. 1933. Ausbeute und chemische Zusammensetzung gewisser Wiesenpflanzen gedüngt und ungedüngt. J. agric. Res., b. 46 (15/2), s. 375—386.
Hardwic N. E. 1954. Changes in the major chemical constituents of subterranean clover (Trifolium subterraneum L.) during growth. I. The carbonhydrates. Australian Journal of agricultural Research, vol. 5, N 3.
Leaf G. 1953. Boron in relation to water balance in plants. Proc. Jowan. Acad. Sci., 60.
Löwenhaupt B. 1942. Nutritional effects of boron on growth and development of the sunflower. Bot. Gaz., N 194.
Minarik C. E., Schive G. W. 1940. The effect of boron in the substrate on calcium accumulation by soybean plants. Amer. Journ. Bot., 26.
Moinat A. D. 1933. Nutritional relationship of boron and indoleacetic acid in head lettuce. Plant Physiol., vol. 18.
Schmucker T. 1933. Zur Blutenbiologie tropischer Nymphaea Arten. II. Bor als entscheidender Faktor. Planta, Bd. 18.
Skok J. 1941. Effect of boron on growth and development of the radish. Bot. Gaz., N 103.
Upchurch R. P., Peterson M. L., Hagan R. M. 1955. Effect of Soil-Masture Content on the Rate of Photosynthesis and Respiration in Ladino Clover. Plant Physiol., July.
Wozak H. 1929. Stickstoffgehalt und Stickstoffverteilung in einigen Leguminosen während des Wachstums auf Grund vergleichender Untersuchungen. Fortschr. d. Landwirtsch., 4 (15), S. 485—488.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение. Задачи частной физиологии растений . . . 3

Глава I. Углеводный обмен листьев и цветочных головок клевера красного . . .

1. Фотосинтез и углеводный обмен листьев клевера красного первого года жизни. Влияние покровной культуры .
2. Углеводный обмен в листьях и цветочных головках клевера красного второго года жизни . . . 16
3. Углеводный обмен в листьях и цветочных головках клевера красного третьего года жизни 22
4. Влияние подкормок и микроэлементов на углеводный обмен клевера красного 24

Выводы 29

Глава II. Азотный обмен клевера красного . 31

1. Азотный обмен листьев клевера красного первого года жизни 31
2. Азотный обмен клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения (вегетационный опыт 1953 г.) 35
3. Азотный обмен клевера красного в полевых условиях. Влияние различных условий водоснабжения 48
4. Влияние подкормок и микроэлементов на азотный обмен клевера красного 52

Выводы 56

Глава III. Фосфорный обмен клевера красного . . . 58

1. Фосфорный обмен клевера красного при оптимальных условиях водоснабжения (вегетационный опыт 1953 г.) 58
2. Фосфорный обмен клевера красного в полевых условиях. Влияние различных условий водоснабжения . . 71
3. Фосфорный обмен в корне клевера красного в осенне-зимний период 76
4. Влияние подкормок и микроэлементов на фосфорный обмен клевера красного . . 78
5. Фосфорный обмен в листьях клевера красного первого года жизни. Влияние покровной культуры 82

Выводы 82

Глава IV. Специфические вещества обмена клевера красного: каротиноиды, вещества группы биоса, ауксины 84

1. Динамика каротиноидов в листьях клевера красного при оптимальном увлажнении растений (вегетационный опыт 1951 г.) 84

Влияние засухи на динамику каротиноидов в листьях клевера красного (полевые и вегетационные опыты) 88
3. Влияние подкормок и микроэлементов на динамику каротиноидов в листьях и цветочных головках клевера красного 92
4. Динамика веществ группы «биоса» в листьях и цветочных головках клевера красного. Влияние подкормок на содержание веществ группы «биоса» 98
5. Динамика ауксинов в листьях и цветочных головках клевера красного. Влияние подкормок на содержание ауксинов 106
6. Динамика ауксинов в корне и надземных органах клевера красного в осенне-зимний период 108
Выводы 109

Глава V Водный режим листьев клевера красного 111
1. Водный режим листьев клевера красного первого года жизни. Влияние покровной культуры 111
2. Водный режим листьев клевера красного второго года жизни. Влияние засухи на водный режим. Связь водного режима листьев с обменом веществ . 115
3. Влияние полива и подкормок на водный режим клевера красного . . . 118
4. Влияние подкормки $P_{30}K_{30}$ на водный режим корня клевера красного в зимнее время 127
Выводы 128

Заключение 129

Приложение 137

Литература 141

Алексей Михайлович Алексеев,
Ирина Михайловна Васильева,
Анна Васильевна Старцева

Физиология обмена веществ клевера красного

Исправления и опечатки

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
6	Табл. 1, графа 7, 4 сн.	19	1,9
28	Подпись к рис. 9, 3—4 сн.	ные линии — подкормка $N_{45}P_{60}K_{60}$. Фазы	Фазы
36	Табл. 17, графа 8	07,78 32,44 56,50	107,78 132,44 156,50
44—45	Табл. 23, графа 6, 1 сн.	0,08	—0,08
44—45	Табл. 24, графа 7, 1 сн.	—0,12	0,12
60	Табл. 33, графа 6, 1 сн.	—0,452	+0,452
126	Табл. 83, графа 6	0,55 0,24	0,24 0,55
137	Табл. 1, графа 4, 14 сн.	7,9	4,9

А. М. Алексеев

Влияние засухи на динамику каротиноидов в листьях клевера красного (полевые и вегетационные опыты) 88
3. Влияние подкормок и микроэлементов на динамику каротиноидов в листьях и цветочных головках клевера красного 92
4. Динамика веществ группы «биоса» в листьях и цветочных головках клевера красного. Влияние подкормок на содержание веществ группы «биоса» 98
5. Динамика ауксинов в листьях и цветочных головках клевера красного. Влияние подкормок на содержание ауксинов 106
6. Динамика ауксинов в корне и надземных органах клевера красного в осенне-зимний период 108
Выводы 109

Глава V Водный режим листьев клевера красного 111
1. Водный режим листьев клевера красного первого года жизни. Влияние покровной культуры 111
2. Водный режим листьев клевера красного второго года жизни. Влияние засухи на водный режим. Связь водного режима листьев с обменом веществ 115
3. Влияние полива и подкормок на водный режим клевера красного
4. Влияние подкормки $P_{30}K_{30}$ на водный реж[illegible] красного в зимнее время
Выводы

Заключен[illegible]

Алексей Михайлович Алексеев,
Ирина Михайловна Васильева,
Анна Васильевна Старцева

Физиология обмена веществ клевера красного

Утверждено к печати
Биологическим институтом Казанского филиала
Академии наук СССР

Редактор издательства *И. Б. Шароватова*
Технический редактор *Г. А. Астафьева*

РИСО АН СССР № 139-55В. Сдано в набор 27/VI 1959 г.
Подписано к печати 22/X 1959 г. Формат 60×92[1]/16.
Печ. л. 9,25 = 8,7 уч.-изд. л. Тираж 1000 экз.
Т-10374. Изд. № 3735. Тип. зак. 3610
Цена 6 руб. 10 коп.

Издательство Академии наук СССР
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21
2-я типография Издательства
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10